

Vladmir Antero Delgado Silves Ferreira

“Alocação e Reciprocidade em Macacos Vervet (*Chlorocebus aethiops sabaesus*)”

Orientador: Prof. Doutora Catarina Casanova.



Instituto Superior de Ciências Sociais e Políticas

Universidade Técnica de Lisboa

2003

AGRADECIMENTOS	5
PARTE I - INTRODUÇÃO.....	6
1. APRESENTAÇÃO DO TEMA E ENQUADRAMENTO TEÓRICO	7
1.1. Abordagens teóricas na Primatologia.....	10
1.1.1. Teoria dos Jogos	10
1.1.1.1. O Jogo agressivo	11
1.1.1.2. O jogo de espera	14
1.1.1.3. Assimetrias e estratégias condicionais	15
1.1.1.4. A evolução da cooperação.....	16
1.1.1.5. Dilema do prisioneiro	19
1.1.1.6. Tit-for-tat	20
1.1.2. Limitações à Teoria dos jogos	22
1.1.3. Modelo Relacional	22
1.1.4. Teoria do Mercado Biológico.....	24
1.1.4.1. A alocação à luz da Teoria do Mercado Biológico	25
2. SOCIO-ECOLOGIA DOS MACACOS VERVET	28
2.1. Taxonomia.....	28
2.2. Características físicas.....	30
2.3. Aspectos bio-geográficos da espécie.....	30
2.4. Evidências da complexidade social: o sonograma	32
2.5. As dimensões dos grupos sociais e a dieta	33
2.6. Estrutura, organização e comportamento social	34
3. ENQUADRAMENTO CONCEPTUAL DO TEMA DE PESQUISA	36
3.1. Alocação.....	36
3.1.1. As teorias explicativas da alocação.....	38
3.1.1.1. O controlo de ectoparasitas (função higiénica).	38
3.1.1.2. A função social da catagem.....	39
3.1.1.3. Efeitos do parentesco, posição hierárquica, e outras variáveis. ...	40
3.1.1.4. A catagem como moeda ou bem de troca.....	40
3.2. A reciprocidade: tipologia	42
3.3. A cooperação nos vervet	43
3.4. Dominância social.....	43
3.4.1. Direcção dos sinais agonísticos	46
3.4.2. Direcção da interacção aproximação-afastamento (suplante espacial).46	
3.4.3. O teste dos recursos alimentares (<i>food test</i>).	47
3.4.4. Competição por acesso a parceiros sexuais.....	48
4. OS OBJECTIVOS DA PESQUISA	49
4.1. As hipóteses de Pesquisa	49
PARTE II - MATERIAL E MÉTODOS.....	51
1. OS OBJECTOS DE ESTUDO	52
2. AS INSTALAÇÕES	53

3.	ALIMENTAÇÃO	55
4.	A METODOLOGIA EMPREGUE	56
4.1.	O período de habituação	56
4.2.	Testes de fiabilidade e Testes Piloto.....	56
4.3.	A amostragem – protocolo de observação.....	57
4.4.	O etograma e o processo de codificação	59
4.5.	Análise de dados	61
	PARTE III - RESULTADOS	63
1.	DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL PREFERENCIAL	64
2.	CARACTERIZAÇÃO DOS COMPORTAMENTOS AFILIATIVOS.....	65
2.1.	Catagem.....	65
2.2.	Alocatagem.....	68
2.3.	Autocatagem	68
2.4.	Direcção das catagens emitidas	69
2.5.	Catagem entre indivíduos do mesmo sexo.	73
3.	JOGO SOCIAL: A ESCOLHA DE PARCEIROS	80
4.	CARACTERIZAÇÃO DOS COMPORTAMENTOS AGONÍSTICOS.....	82
4.1.	Ameaças e agressões	82
4.2.	Suplantes	85
	PARTE V - CONCLUSÃO.....	97
	BIBLIOGRAFIA	99
	ANEXOS	109

AGRADECIMENTOS

Gostaria de deixar aqui algumas palavras de agradecimento a todas as pessoas e entidades que de uma forma ou outra contribuíram para concretização deste trabalho.

Em primeiro lugar à Prof. Catarina Casanova, por ter-me sempre apoiado ao longo da realização deste trabalho, por ter-me facultado o acesso a obras, artigos e outros documentos sem os quais este trabalho não seria possível e sobretudo por nunca ter perdido a paciência no esclarecimento das intermináveis dúvidas que foram surgindo ao longo deste trabalho.

Gostaria também de agradecer à Mestre Susana Garcia, que foi a primeira pessoa que me apoiou na realização deste trabalho, também por ter me cedido inúmeros materiais bibliográficos de apoio. E sobretudo pela sua sincera amizade.

Também fica aqui uma palavra de agradecimento à Prof. Charlotte K. Hemelrijk, por ter-nos gentilmente enviado o seu programa de tratamento de dados que muito nos ajudou.

Como não podia deixar de ser, também fica aqui uma palavra de agradecimento à administração do Jardim Zoológico de Lisboa, aos tratadores, técnicos e todo o pessoal auxiliar que sempre se mostraram disponíveis no esclarecimento de todas as dúvidas.

PARTE I - INTRODUÇÃO

1. APRESENTAÇÃO DO TEMA E ENQUADRAMENTO TEÓRICO

Este seminário de investigação, realizado no âmbito da licenciatura em Antropologia, insere-se no ramo da Antropologia física ou biológica, mais concretamente na disciplina de primatologia. Esta disciplina tem como objecto de estudo os primatas não humanos (Jurmain, Nelson, Kilgore e Trevathan 2000) nos seus mais variados aspectos: classificação, paleontologia, evolução, biologia, ecologia, comportamento e organização social (Collinge 1993).

A Antropologia é a ciência que estuda o homem na sua globalidade (Boas 1928). Daí que o antropólogo Marvin Harris (1993), e a escola de antropologia norte-americana em geral, tenham dividido a Antropologia em quatro ramos: Antropologia Cultural, Linguística Antropológica, Arqueologia e Antropologia Física ou Biológica. Portanto, a Antropologia deve ter em conta tanto os aspectos culturais como os biológicos, uma vez que só assim se pode compreender o homem na sua totalidade (Garcia 2001).

Os primatas humanos (*Homo sapiens sapiens*) partilham muitos aspectos morfológicos, físicos e comportamentais com os outros primatas (Boyd & Silk 2000) e por isso revela-se de capital importância o estudo dos mesmos. Este tipo de estudos ajuda a traçar a relação evolutiva entre estes e o Homem (Casanova 1996).

Em 1859, com a publicação da obra “*A Origem Das Espécies*” de Charles Darwin, surgiram novos conceitos que modificaram radicalmente a perspectiva que até ali se tinha sobre os mecanismos que regulavam a evolução do mundo natural. A teoria explicativa do mecanismo de evolução proposto por Darwin defendia que a formação de novas espécies era fruto da selecção natural e da sobrevivência dos mais aptos na luta por essa mesma sobrevivência. O Darwinismo recebeu forte apoio da genética moderna, sendo considerada a única teoria cientificamente fundamentada que explica os grandes processos evolutivos registados nos seres vivos.

Thomas Henry Huxley, um defensor da evolução e da selecção natural, comparou o cérebro humano com o cérebro de outros primatas e deu um importante contributo para o estudo das aves, répteis, peixes, etc. Carolus Linnaeus, biólogo Sueco, desenvolveu o sistema de classificação dos seres vivos com base nas suas características anatómicas. Linnaeus criou o sistema binominal, no qual cada espécie pertence um género e uma espécie (Ex. *Homo sapiens*) e que ainda hoje é utilizado.

Linnaeus foi o primeiro cientista a agrupar humanos, macacos e pongídeos numa mesma categoria, classificando-os como sendo todos primatas (Collinge 1993).

No final da década de 70, Wilson, servindo-se de modelos matemáticos, vai chamar a atenção para a selecção natural não ao nível do grupo mas sim ao nível do indivíduo, mais propriamente do gene. Com isto ele queria demonstrar que a selecção actua ao nível dos genes. Portanto são os genes que são transmitidos de uma geração para outra de modo a produzir mudanças evolutivas (Garcia 2001).

Todos esses pensadores tiveram um importante papel no desenvolvimento da primatologia.

Nos dias de hoje, a perspectiva sociobiológica é um dos paradigmas importantes na primatologia. A teoria sociobiológica defende que o comportamento, tal como os aspectos biológicos, evolui por via da selecção natural. Esta actua sobre o comportamento da mesma forma que actua sobre as características físicas. Portanto, os indivíduos possuidores de características genóticas que aumentam o seu sucesso reprodutivo estarão mais aptos e terão mais possibilidades de passarem a sua herança genética às gerações futuras (Jurmain *et al.* 2000).

Os primeiros investigadores a estudar primatas não humanos em *habitat* natural eram na sua maioria antropólogos e procuravam encontrar analogias para a organização social dos primeiros homínídeos através da observação do comportamento e organização social dos primatas não humanos. Tradicionalmente, escolhiam apenas uma espécie e imaginavam que era representativa da condição humana ancestral (Casanova 1996).

O primeiro estudo sobre comportamento de primatas, foi realizado acidentalmente por Köhler, que durante a Primeira Guerra Mundial teve acesso a uma colónia de chimpanzés (Collinge 1993). Na década de 30, Clarence Carpenter realizou uma série de estudos de campo, mas só nos anos 50 é que os estudos nesta área aumentaram de importância, principalmente os de comportamento em *habitat* natural. A isto não deve estar alheio o facto de muitas espécies estarem a caminhar para a extinção (Jurmain *et al.* 2000).

Neste período o contributo dos primatólogos Japoneses, que começaram a publicar os seus trabalhos de campo, foi muito importante. Os primatólogos Japoneses deram um valioso contributo para uma melhor compreensão das redes de relações sociais e de conceitos como o parentesco, inclusive no Homem (Collinge 1993).

Foram estabelecidos “sites” de investigação no Japão, em África, na América do Sul e na Ásia (Smuts, Cheney, Seyfarth, Wrangham e Strushaker 1987).

Na década de 60 foram realizados muitos estudos com diferentes espécies, onde se incluem os chimpanzés, gorilas, babuínos, etc. O aumento dos estudos realizados nesta área começou a alertar os cientistas para a importância do estudo dos primatas (Smuts *et al.* 1987).

Os antropólogos David Hamburg e Sherwood Washburn organizaram o primeiro grupo de estudo no “Center for Advanced Study in the Behavioral Sciences” (CASBS), em Stanford (Califórnia). O resultado deste trabalho foi a publicação em 1965 da obra *Primate Behavior: Field Studies of Monkeys and Apes*, editado por Irvén De Vore. Este trabalho foi a primeira grande colecção de “papers” no campo da investigação em primatologia [Smuts *et al.* (*op. cit.*)] e foi impulsionado e concretizado sobretudo por antropólogos.

Sherwood e De Vore, ambos antropólogos, são considerados os fundadores da Primatologia. Ambos procuraram encontrar explicações para a compreensão da espécie humana e do seu processo evolutivo através do estudo dos primatas não humanos.

Louis Leakey foi um dos antropólogos mais conhecidos (devido às suas descobertas que muito ajudaram no estudo da evolução humana) que impulsionou a expansão da Primatologia. Nos últimos anos da sua vida, começou a interessar-se cada vez mais pelo estudo do comportamento dos primatas não humanos. Leakey impulsionou e apoiou os projectos desenvolvidos por Jane Goodall, que trabalhou com chimpanzés em Gombe, na Tanzânia; Dian Fossey, que estudou os gorilas da montanha no Ruanda; e Birute Galdikas Brindamour, que investigou e investiga orangotangos em Sarawak, na Indonésia.

Em Portugal encontramos os primeiros trabalhos nesta área nos finais da década de quarenta. Alfredo Ataíde, António Ferreira, e Hugo Magalhães, da então Escola Superior Colonial e sob orientação de Mendes Corrêa, foram os autores da primeira obra portuguesa nesta área intitulada “*Gorilas do Maiombe Portugêses*”. Na última década o ISCSP tem desenvolvido vários projectos de investigação nesta área, tanto no âmbito dos seminários de investigação como também nos mestrados em ciências antropológicas.

O nosso Instituto tem prestado uma notável contribuição para o desenvolvimento da Antropologia Física e também é de destacar o seu papel pioneiro nesta disciplina tão actual que é a Primatologia (Casanova 1996).

No nosso estudo vamos dar ênfase à questão da alocação e à reciprocidade da mesma.

A catagem tem uma importante função nas sociedades de primatas, pois ajuda a fortalecer os laços afiliativos entre os indivíduos (ver secção 3.1). Tratando-se de um bem precioso, os indivíduos disputam entre si o acesso a parceiros de catagem.

Assim, com este trabalho pretendemos ver até que ponto o estatuto social, o género e outras categorias sociais influenciam a emissão e recepção de catagem enquanto comportamento afiliativo e se existe ou não reciprocidade.

1.1. Abordagens teóricas na Primatologia

1.1.1. Teoria dos Jogos

Teoria dos jogos é um ramo da economia que procura descrever e prever o comportamento económico utilizando a matemática. Ela surgiu a partir dos estudos sobre comportamento económico humano de John von Neumann e Oskar Morgenstern.

A teoria dos jogos é de extrema importância no estudo das interações sociais uma vez que analisa os custos e benefícios da interacção social (Silk 1980, Fedigan 1992, Strum & Fedigan 2000).

Paradoxalmente, de acordo com Maynard Smith (1982), esta teoria tem sido mais aplicada à biologia do que ao comportamento económico humano. Não foi a primeira vez que as teorias económicas influenciaram os conceitos biológicos. Já Darwin tinha sido influenciado por Malthus muitos anos antes (Casanova 2002).

A teoria dos jogos analisa diferentes aspectos: as consequências das diversas estratégias possíveis, as possíveis alianças entre os parceiros, o grau de compromisso dos contratos entre eles, e o grau em que cada jogo se pode repetir, proporcionando a todos os “jogadores” informações sobre as diferentes estratégias possíveis.

Desde 1970 que a aplicação da teoria do jogo ao estudo da evolução tem aumentado. Campos tão diversos como a teoria do ratio sexual, distribuição animal, contexto comportamental e altruísmo recíproco tem contribuído para o que emergiu nos anos 80 como uma forma universal de pensar sobre a evolução fenotípica (Casanova 2002). A teoria do jogo é um instrumento para analisar os custos e benefícios da interacção social de modo a prever uma estratégia evolutivamente estável [EEE (Goodenough, MCGuire & Wallace 1993)].

Quando uma EEE for adoptada pela maioria dos indivíduos de uma população, não poderá ser superada por nenhuma outra estratégia alternativa (Dawkins 1989). Assim, sempre que a melhor estratégia para um dado indivíduo depender da acção de outros, a estratégia adoptada será uma EEE e uma vez atingida, fixar-se-á. A selecção natural penalizará todos os seus desvios (Maynard Smith 1993).

Na teoria do jogo, o conceito de racionalidade humana é trocado pelo da estabilidade evolutiva (Maynard Smith 1982).

1.1.1.1. O Jogo agressivo

O jogo agressivo é formado por dois tipos de estratégia: falcão e pombo (Goodenough *et al.* 1993). Os falcões lutam sempre o mais agressivamente possível, retirando-se só quando seriamente feridos. Se necessário matam o oponente. A estratégia dos pombos é observada quando os indivíduos se ameaçam uns aos outros mas sem nunca se envolverem numa luta mais violenta. Se um indivíduo é atacado fugirá antes de sofrer lesões sérias (Casanova 2002). Estas duas estratégias representam as duas possibilidades extremas que podemos observar na Natureza.

Se um falcão lutar com outro falcão, a luta prosseguirá até que um deles fique seriamente ferido ou morra. Se um pombo encontrar outro pombo, ninguém se

magoará; ameaçar-se-ão mutuamente durante muito tempo, até que um deles se canse ou decida não importunar mais o outro, retirando-se (Dawkins 1989).

Numa situação de competição entre dois falcões, os custos são as possíveis lesões (ou até a morte). Os benefícios serão o valor dos recursos menos o custo de lesão (Goodenough *et al.* 1993). Num jogo agressivo entre dois pombos o único custo é o tempo que os indivíduos perdem ameaçando-se mutuamente. Porém, este custo é sempre menor do que o custo de sofrer ferimentos (Casanova 2002).

Nenhuma delas é uma estratégia evolutivamente estável (Dawkins 1989, Krebs & Davis 1993). Porém a mistura das duas pode ser estável. Portanto, cada indivíduo terá que ser capaz de se comportar quer como um falcão quer como um pombo em cada disputa particular (Dawkins 1989, Maynard Smith 1993). O estado de *equilibrium* só ocorrerá quando ambos (quer pombos quer falcões) alcançarem os mesmos resultados.

Quando os custos de lesões forem maiores do que o valor dos recursos, a estratégia evolutivamente estável (EEE) será sempre uma mistura entre a estratégia do falcão e do pombo (Casanova 2002). A população será constituída por indivíduos que algumas vezes jogam como falcão e outras como pombo (Maynard Smith 1993).

A teoria do falcão e do pombo, apesar de ser muito simples, é de extrema utilidade pois ajuda-nos a compreender como as coisas efectivamente ocorrem na Natureza.

A estratégia burguesa (*bourgeois strategy*) é uma outra possibilidade. Neste caso os indivíduos jogam como um falcão se forem os detentores dos recursos e jogam como um pombo quando são eles os intrusos. Esta estratégia pode ser evolutivamente estável. É estável perante a invasão por parte de falcões e é também igualmente estável no caso de uma invasão por parte dos pombos (Casanova 2002).

Isto porque parte-se do princípio que os indivíduos (tanto pombos como falcões) dispõem todos das mesmas capacidades físicas, possuem as mesmas armas e têm a mesma vontade de vencer. A única diferença encontra-se na estratégia de luta adoptada por cada um dos oponentes.

O custo e o valor dos recursos são factores que influenciam o sucesso da estratégia adoptada. Se os custos de lutar aumentam, a estratégia do pombo é a mais adequada (Goodenough *et al.* 1993).

O potencial custo de lesões é maior entre grupos que possuem “armas”, como por exemplo, dentes afiados, armações, garras, etc. Portanto, o modelo do pombo e do falcão prevêem ambos que os conflitos entre os membros de uma espécie bem “armada” raramente deve originar lutas agressivas. Os animais que não possuem “armas” lutam ferozmente entre si. Porém o risco de lesões graves é menor (*op. cit.*).

A intensidade das lutas deve aumentar de acordo com o valor dos recursos para os indivíduos. À medida que o valor dos recursos aumenta, é esperado também haver um aumento da estratégia do falcão (*op. cit.*).

Tabela - 1

Matriz de ganhos

	Falcão	Pombo
Falcão	$\frac{1}{2}(V-C)$	V
Pombo	0	$V/2$

Fonte: Maynard Smith 1982.

V= Valor do recursos

C= Custos para a obtenção dos recursos

Segundo a matriz de ganhos, numa situação de competição entre pombos e falcões, obteremos os seguintes resultados:

Falcão - Falcão - nesta situação cada um dos indivíduos em competição têm 50% de hipótese de provocar ferimentos e 50% de hipótese de se apoderar dos recursos ou de sair ferido.

Falcão - Pombo – O falcão fica com os recursos e o pombo foge antes de sofrer ferimentos.

Pombo –Pombo – O recurso é partilhado pelos indivíduos em disputa.

1.1.1.2. O jogo de espera

O jogo de espera dá-se quando os vencedores ganham simplesmente por uma competição envolvendo a espera, ou exibições em diferentes ocasiões (Krebs & Davis 1993). Os indivíduos nunca se envolvem em combates perigosos. As disputas são sempre resolvidas com a desistência de uma das partes.

O vencedor será aquele que ameaçar durante mais tempo, dado que não haverá ataques agressivos. Porém, nenhum indivíduo pode dar-se ao luxo de esperar durante um tempo demasiado longo.

Portanto, o tempo de espera tenderá a aumentar até ao ponto em que os custos desta espera irão acabar por superar o próprio valor dos recursos (Krebs & Davis 1993). Isto porque um determinado recurso pode ser valioso, mas nunca é infinitamente valioso.

A solução estável para o jogo de espera pode vir de duas formas: primeiro, todos os indivíduos de uma população podem jogar a mesma variável, uma EEE mista. Em algumas situações, podem esperar por pouco tempo, e em outras ocasiões esperam durante um longo período (*op. cit.*). O importante é que o seu adversário não saiba quanto tempo o outro indivíduo está disposto a esperar. Assim, a selecção penalizará aqueles que apresentarem sinais de desistência em primeiro lugar. Segundo, numa

população o tempo pode ser uniforme com todos os indivíduos esperando um tempo fixo. Neste caso ganharão os indivíduos que conseguirem adiar ao máximo o momento da desistência.

1.1.1.3. Assimetrias e estratégias condicionais

Na realidade muitas vezes os indivíduos variam em tamanho e habilidade para lutar. E estas assimetrias afectam a EEE.

Existem três tipos principais de assimetrias: a) diferenças no valor dos recursos para cada um dos competidores; b) diferenças na capacidade de cada competidor para defender os recursos; c) diferenças entre oponentes que podem afectar os resultados (Goodenough *et. al.* 1993).

Segundo a estratégia condicional, a opção óptima para um indivíduo deve depender do que os outros indivíduos fazem. A EEE dependerá do número total de estratégias e do valor dos ganhos no jogo (Krebs & Davis 1993). Porém, assim que a maioria dos indivíduos adoptar uma estratégia condicional, aqueles que também não o fizerem serão punidos.

As assimetrias também existem nas capacidades para defender os recursos. Um animal pode ser maior fisicamente, ter maior armas ou ser um melhor lutador. O tamanho e a idade são duas importantes de entre muitas qualidades que podem ser encontradas na capacidade dos indivíduos para defenderem os recursos.

A capacidade para manter recursos (CMR) pode ser entendida como a capacidade dos indivíduos da mesma espécie e sexo para manterem sob seu controlo importantes recursos tais como acesso prioritário aos alimentos, a parceiros sexuais, a catagem, etc (Maynard Smith 1982).

Para minimizar os prejuízos, os animais devem conhecer a CMR dos seus oponentes antes de iniciarem as lutas ou muito rapidamente depois de começar os combates (*op. cit.*). Numa assimetria arbitrária, a diferença entre os oponentes está logicamente relacionada com a estratégia de luta do oponente (*op. cit.*).

1.1.1.4. A evolução da cooperação

O mundo animal não se resume unicamente a uma feroz luta pela sobrevivência. Também são conhecidos inúmeros casos em que os indivíduos cooperam uns com os outros.

O comportamento cooperativo pode ser visto entre os membros de uma espécie em actividades como a caça, comportamentos anti-predatórios, cuidados com as crias, etc. Portanto, actividades onde é preciso haver coordenação entre os indivíduos para poderem obter benefícios mútuos (McFarland 1987). A cooperação entre membros de espécies diferentes também pode ocorrer (*op. cit.*).

A cooperação é definida como sendo uma actuação conjunta de dois ou mais indivíduos onde os benefícios obtidos superam os benefícios de uma actuação individual (de Waal & Harcourt 1992). A formação de alianças e coligações (ver secção 3.4) são dois exemplos de comportamentos cooperativos com óbvios benefícios para os indivíduos.

Um dos problemas centrais na etologia é a questão do altruísmo (Wilson 1975). O próprio Darwin reconheceu que os indivíduos podem ser altruístas, dando as suas vidas, ou até o seu sucesso reprodutivo em benefício de outros (*op. cit.*).

A teoria da selecção parental oferece uma solução para o problema do altruísmo mostrando que a selecção natural pode favorecer a cooperação entre dois ou mais indivíduos quando os animais envolvidos são geneticamente relacionados (Hamilton 1964). Portanto, a selecção natural favorece os alelos altruístas se os animais interagirem selectivamente com os seus consanguíneos. A quantidade e distribuição de ajuda é previsível de acordo com a proximidade genética (Boyd & Silk 2000). É preciso referir ainda que também há cooperação entre indivíduos que não são aparentados.

A teoria de Hamilton prevê ainda que na selecção parental os comportamentos altruístas sejam favorecidos se os custos dessa acção forem inferiores aos benefícios do coeficiente de proximidade genética ao nível do emissor e do receptor (*op. cit.*).

Uma segunda perspectiva desenvolvida por Robert Trivers (1971), baseia-se na ideia de que o altruísmo entre indivíduos pode evoluir se o comportamento altruísta for equilibrado entre os parceiros ao longo dos tempos. Em relações recíprocas, os indivíduos alternam as posições de emissor e receptor, dando e recebendo os benefícios do acto altruístico. O altruísmo recíproco é favorecido porque ao longo dos tempos os participantes nestes actos recíprocos obtêm benefícios que superam os custos das suas acções (Boyd & Silk 2000), independentemente do grau de parentesco partilhado entre indivíduos.

Para Trivers (1971) são necessárias três condições para que o altruísmo recíproco possa evoluir:

- 1º Os indivíduos têm que ter oportunidade para interagirem com regularidade;
- 2º Os indivíduos têm que ter a capacidade de controlar a quantidade de apoio dado e recebido.
- 3º Os indivíduos têm que conceder apoio aqueles que os ajudam.

A primeira condição é necessária para que os indivíduos tenham a oportunidade do seu acto altruístico ser retribuído (ser recíproco). A segunda é importante para que os indivíduos possam realizar um balanço daqueles que os ajudam e como os ajudam.

A terceira produz as bases necessárias para a evolução do altruísmo (Boyd & Silk 2000).

A teoria do altruísmo recíproco é também particularmente relevante quando nos referimos a questões ligadas à inteligência social. Isto porque a evolução da reciprocidade parece requerer uma quantidade razoável de operações mentais complexas, incluindo o reconhecimento de cada indivíduo, a memorização, um cálculo preciso dos custos e benefícios das diferentes interações e acima de tudo a habilidade para detectar os indivíduos “desonestos” (*cheaters*) ou não recíprocos. Consequentemente, o altruísmo recíproco pode ter exercido uma forte pressão selectiva sobre alguns aspectos da inteligência social. Isto tanto em primatas humanos e não humanos como também em muitas outras espécies (Trivers 1971, 1985).

Evidências de altruísmo recíproco em primatas não humanos foram pela primeira vez apresentadas por Craig Packer (1977) num estudo sobre a formação de alianças entre machos babuínos. Packer (*op. cit.*) descobriu que um macho envolvido numa interação agressiva com um outro macho muitas vezes solicitava apoio de um terceiro. Os machos tendem a apoiar com mais frequência aqueles que também mais os apoiaram anteriormente. Tais factos coadjuvaram a teoria desenvolvida por Trivers.

A teoria do altruísmo recíproco sugere que quando um indivíduo interage com um outro, e não existe qualquer relação de parentesco entre ambos, tal situação pode potencialmente aumentar o sucesso reprodutivo (do autor) apenas se o apoio entre eles for parte de uma relação a longo prazo (Trivers 1971, 1985).

Embora alguns estudos mais recentes sobre os babuínos (Smuts 1985), tenham confirmado as observações de Packer, outros chegaram a outras conclusões. Noë (1986), por exemplo, descobriu que os machos formam alianças com mais frequência com machos parentes. Neste estudo (*op. cit.*) os níveis de reciprocidade não eram particularmente altos. Mas este facto não quer necessariamente dizer que as alianças não foram baseadas na reciprocidade. Isto apenas é válido para as fêmeas (dado que constituem o género filopátrico). Diferenças na hierarquia da dominância podem levar a assimetrias nos benefícios que cada macho pode oferecer (Cheney & Seyfarth 1987).

Em sociedades mutualistas ou igualitárias, o aumento da probabilidade de sobrevivência e do sucesso reprodutivo resulta de um trabalho cooperativo (Casanova 2002).

Foram propostos dois tipos de mutualismo social (Wrangham 1982): a) mutualismo não interferente: onde o indivíduo beneficia da presença dos outros e vice-versa, mas sem necessariamente se imporem custos; e b) o mutualismo interferente: um indivíduo beneficia da presença dos outros e vice-versa mas este facto impõe necessariamente custos (Casanova 2002). De um modo geral as associações de benefício mútuo podem ser evolutivamente estáveis se cada parceiro puder obter mais do que aquilo que dá. Porém, segundo Dawkins (1989), na prática poderá ser difícil distinguir entre casos de benefício mútuo genuíno e casos de exploração unidireccional.

De acordo com Wrangham (1982), os grupos de fêmeas aparentadas (matrilineas) são um exemplo de mutualismo interferente.

Mutualismos interferentes tais como tit-for-tat, e reciprocidade, têm alguns elementos em comum: consistem num conjunto de interacções de base cooperativa com alguns custos; as interacções ocorrem repetidas vezes entre os mesmos indivíduos e tendem a ser estáveis no ratio de custos e benefícios entre os participantes (Lee 1994).

As relações de benefício mútuo são também muito comuns entre indivíduos de espécies diferentes. Isto porque podem associar diferentes habilidades entre si. Este tipo cooperação pode dar origem estratégias evolutivamente estáveis (Dawkins 1989).

1.1.1.5. Dilema do prisioneiro

O Dilema do Prisioneiro foi apresentado pela primeira vez na Universidade de Princeton em 1950, como um exemplo da teoria dos jogos, e consiste numa situação hipotética: a polícia prende dois indivíduos suspeitos de cometerem um crime e

coloca-os em celas separadas, sem possibilidade de comunicação. São feitas tentativas para induzir cada um dos prisioneiros a implicar o outro.

O objectivo é fazer com que um ou ambos os indivíduos se traiam. Uma confissão que implica o outro irá resultar na libertação do que confessa. Em acréscimo é dada uma pequena recompensa. Se ambos os prisioneiros confessarem, ambos ficam presos. Se um indivíduo implicar o outro e este não o fizer, então o companheiro implicado recebe uma sentença mais dura (Casanova 2002).

De acordo com Trivers (1985) o dilema é: se se pensa racionalmente, ir-se-à decidir que a melhor forma é implicar o outro. Mas assim a situação poderá ser mais grave do que se cada um tivesse decidido confiar um no outro.

No dilema do prisioneiro ambos os indivíduos irão beneficiar da cooperação mas ambos são tentados a atraiçoar para poderem ser melhor recompensados. A deserção/traição é uma estratégia evolutivamente estável (Casanova 2002).

O dilema do prisioneiro, tem sido usado para estudar o problema da cooperação entre indivíduos, grupos e nações em diversos tipos de problemas. Mas também fornece um bom modelo para ilustrar o problema da cooperação na sociedade animal não humana.

1.1.1.6. Tit-for-tat

Tit-for-tat é a estratégia mais básica em Teoria dos Jogos (algo como "pagar na mesma moeda"): eu coopero com quem coopera e não coopero com quem não coopera. Se eu achar que meu parceiro não está a agir cooperativamente comigo, tenho de o atraiçoar. Por outro lado, se o meu parceiro achar que eu não estou a cooperar o quanto deveria, ele é que tende a trair-me. Se ambos acharem que o outro está a atrair ou irá fazê-lo, então ambos antecipam as suas próprias traições, caminhando rapidamente para um equilíbrio de Nash clássico: ambos se traem, pois esta é a melhor estratégia possível independentemente da estratégia escolhida pela outra parte.

O tit-for-tat é uma regra que pode ser evolutivamente estável dentro do dilema do prisioneiro (Axelrod & Hamilton 1981). É uma estratégia para a competição baseada na reciprocidade.

Se cada indivíduo tiver apenas em conta os seus próprios interesses, são prejudicados, ao passo que se todos tiverem em conta os interesses dos outros (isto é, se forem, justamente, altruístas) todos ficarão melhor.

O sucesso desta estratégia é devido a três factores: é simpático, retaliatório e generoso (Slater 1994); isto é, na estratégia Tit-for-tat, um indivíduo coopera a primeira vez que encontra outro indivíduo (simpático) e no encontro subsequente faz o que o indivíduo fez na ocasião anterior [(retaliatório ou generoso) (Casanova 2002)].

Se a cooperação dentro de uma espécie evolui por esta via, podemos considerar três tipos de consequência: primeiro, uma interacção entre o mesmo par de indivíduos tem que se repetir; segundo, cada parceiro deve estar hábil a retaliar contra a deserção/traição dos outros; e terceiro, o reconhecimento de cada indivíduo deve ser possível, [ou o número de potenciais parceiros com que um indivíduo interage deve ser pequeno (Maynard Smith 1982)].

A estratégia tit-for-tat não dá origem a círculos de não cooperação, nem permite que sejamos explorados. Esta estratégia tem ainda a vantagem de apresentar um padrão bastante simples que o outro indivíduo compreende rapidamente, o que lhe permite cooperar com segurança, dissuadindo-o ao mesmo tempo de não cooperar.

Há uma condição: o benefício do tit-for-tat depende de uma probabilidade razoavelmente alta de que os indivíduos se irão reencontrar (Casanova 2002).

Recentemente Robert & Sherratt (1998) mostraram através de simulações no computador que entre muitas estratégias comparadas, a mais efectiva foi “o aumento da parada” (RTS). Nesta estratégia o indivíduo que igualou a interacção do seu parceiro ou ganhou o seu parceiro no último jogo aumenta o seu investimento (Keller & Reeve 1998).

O facto de que os indivíduos devem investir relativamente pouco durante os seus primeiros encontros com um novo parceiro é a mais importante previsão que veio da estratégia “aumento da parada” (RTS).

1.1.2. Limitações à Teoria dos jogos

Uma óbvia fraqueza desta abordagem é que dá grande ênfase ao estado de *equilibrium*, enquanto que a evolução é um processo contínuo, ou de mudança periódica (Maynard Smith 1982).

Observações em *habitat* natural mostram que este modelo é simplista (Dugatkin 1997). Isto porque na realidade o jogo entre animais sociais é muito mais complexo que os modelos sugeridos pela teoria dos jogos.

Segundo Maynard Smith (1993), as assimetrias quer na capacidade para manter recursos, quer no valor que os recursos possuem para cada um dos indivíduos em conflito, também dificulta a aplicação da teoria do jogo em termos práticos. Como sabemos esta teoria parte do princípio que os indivíduos se encontram na posse das mesmas faculdades.

1.1.3. Modelo Relacional

Nas últimas décadas tem havido um grande aumento do número de estudos que versam sobre temas como a cooperação, a resolução de conflitos, alianças e coligações. Estes temas são tratados por muitas disciplinas, tais como a Antropologia, a Etologia, a Ciência Política, etc. Este desenvolvimento tem sido particularmente sentido no estudo do comportamento dos primatas não humanos (Aureli e de Waal 2000), embora também seja estudado em outros animais, humanos inclusivé.

Segundo o modelo relacional, o comportamento agressivo é o resultado de um conflito de interesses entre indivíduos que fazem parte de um mesmo grupo. A agressão não é consequência de um acontecimento singular mas sim fruto de uma série de encontros durante o ciclo de relacionamento entre os indivíduos (de Waal 1996b).

A agressão é apenas um dos muitos resultados possíveis de uma relação social e como tal deve ser analisada dentro do contexto social. Esta nova perspectiva muda o centro de atenção da agressão do indivíduo para o grupo. Portanto, o modelo

relacional atribui uma grande importância ao comportamento agressivo nas relações sociais.

Enquanto o modelo tradicional (Teoria do jogo) via apenas um tipo de custo depois de uma agressão (custo físico: lesões e desperdício de energia), o modelo relacional apresenta uma perspectiva mais holística dado que considera que podem existir outros tipos de custos para além do físico, nomeadamente custos sociais (Matsumura & Okamoto 2000 *in* Casanova 2002).

Como sugere de Waal (1989b), um indivíduo não pode ganhar uma luta sem perder um amigo porque uma boa relação é valiosa. Este valor deve ser considerado pelos animais envolvidos numa disputa e pode complicar o modelo de competição. Portanto, o aumento das lutas pode ser inibido não apenas pelo seu potencial custo físico mas também pelo potencial custo de perder um futuro parceiro.

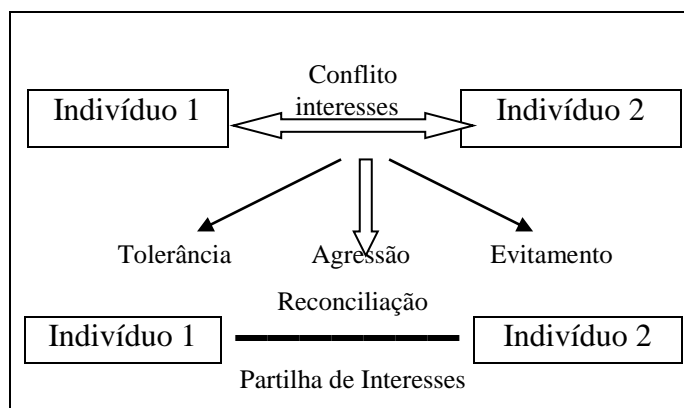


Figura – 1 : Modelo Relacional

Fonte: de Waal 1996b.

1.1.4. Teoria do Mercado Biológico

A incorporação dos efeitos da oferta e da procura na esfera social fez da Teoria do Mercado Biológico uma teoria diferente de todas as outras ao nível da cooperação usadas na Biologia e Primatologia (Noë 2001).

O recente desenvolvimento da Teoria do mercado biológico fornece uma concepção alternativa para modelos de altruísmo recíproco, como a formação de alianças entre animais para “negociar” acordos envolvendo a troca de “mercadorias valiosas” (Noë & Hammerstein 1995).

De acordo com Noë (2001), os sistemas tais como o dos pavões (*Pavo cristatus*), em que os membros de uma classe beneficiam do facto de serem escolhidos por membros de outras classes, tem algumas características semelhantes ao mercado humano, onde bens e serviços são trocados entre indivíduos.

As principais características deste modelo são:

- As “mercadorias” ou recursos são trocados entre indivíduos que diferem no nível de controlo sobre os mesmos;
- Os parceiros de troca (*trading partners*) são escolhidos de um número de potenciais parceiros;
- Há competição entre membros pertencentes à classe de potenciais escolhidos para ser o parceiro mais atractivo. Esta competição provoca um aumento no valor das mercadorias ou recursos oferecidos;
- A oferta e procura determinam o valor das mercadorias ou recursos trocados;
- As mercadorias disponíveis podem ser publicitadas. Como no mundo da publicidade, há a possibilidade de serem publicitadas falsas informações;

A catagem pode ser considerada um bem a partir do momento em que um indivíduo não consegue obter a quantidade de catagem que precisa para si mesmo. Assim, o indivíduo deve negociar com outros. Portanto, espera-se que dentro de um grupo de primatas, os indivíduos troquem catagem entre si numa base recíproca (Barrett & Henzi 2001).

Henzi, Lycett e Weingrill (1997), sugerem que a catagem pode ser trocada como uma mercadoria mais do que como um acto altruístico e que o modelo do mercado biológico pode explicar melhor o padrão de catagem das fêmeas babuíno (*Papio cynocephalus ursinus*).

As fêmeas babuíno encaram a catagem como uma mercadoria negociável e a variação no padrão de catagem entre populações pode estar ligada a diferenças na composição do mercado (Barrett, Henzi, Weingrill, Lycett e Hill 1999).

Nos grupos de primatas, onde há um grupo de potenciais parceiros a escolher, o comércio deve ser determinado pela posição de cada um no mercado e pelos bens que se podem oferecer. Ambos os factores irão ser determinados, largamente, pelos efeitos da dominância (Barrett *et al.* 1999).

Quando os recursos são monopolizáveis, diferenças na CMR determinam o acesso aos mesmos. Portanto a catagem pode ser negociada e trocada por outros bens como por exemplo: o apoio em caso de agressão, tolerância durante a alimentação, acesso directo aos recursos, etc (de Waal 1997). As trocas de catagem por outros bens são portanto previstas aparecer entre indivíduos com CMR diferentes. Porém a reciprocidade (catagem trocada por catagem) ocorrerá com mais frequência entre indivíduos com CMR similares.

a) O tempo combinado pelos indivíduos (*time matching*).

Parceiros que se catam simultaneamente trocam catagem por catagem. Assim, a mesma quantidade de catagem deve ser trocada e a reciprocidade imediata deve ser a melhor forma de evitar ser enganado pelo parceiro de catagem (Connor 1995).

Portanto a maioria das díades em qualquer grupo deve obedecer a um determinado período de tempo previsto de catagem em turnos recíprocos.

b) CMR e o tempo combinado.

Em grupos onde a troca de bens é possível, o indivíduo mais poderoso precisa apenas investir o tempo preciso para iniciar um turno de catagem. Tal resulta em que o tempo combinado entre os parceiros seja menos consistente. Nos grupos onde a taxa de agressões ligada aos recursos alimentares for alta, o nível de tempo combinado entre parceiros de catagem vai ser mais baixo do que em grupos onde os efeitos da competição alimentar são reduzidos (Barrett *et al.* 1999). Isto porque a catagem pode ser trocada por outros bens, como é o caso dos recursos alimentares. Portanto o tempo combinado de catagem vai também depender da presença ou não de outros recursos.

c) Distância na hierarquia e o tempo combinado.

Pode ser possível ver através de evidências indirectas se a distância hierárquica tem ou não um efeito na catagem entre as díades de um grupo social. Segundo Barrett *et al.* (1999), se há troca individual de catagem por outras mercadorias, o tempo combinado entre os indivíduos deve ser mais fraco à medida que a distância hierárquica entre parceiros de catagem aumenta. Os indivíduos distanciados hierarquicamente são mais propensos a basear os seus relacionamentos na troca de bens do que na catagem recíproca.

As fêmeas de posição hierárquica superior podem manter o acesso aos recursos alimentares de melhor qualidade em comparação com as fêmeas de hierarquia inferior. Estas últimas devem portanto estar preparadas para pagarem mais em termos de catagem à sua parceira de díade (*op. cit.*).

As investigações levadas à cabo por alguns investigadores [(como por exemplo: Cheney & Seyfarth (1992), Dunbar (1991) e Barrett *et al.* (1999)], sobre os efeitos da dominância na catagem em cercopitecídeos têm mostrado que a catagem é muitas vezes direccionada para as posições hierárquicas superiores. A maior parte desses autores assumem que os indivíduos de posição hierárquica inferior competem por acesso (para catar) a indivíduos de posição hierárquica superior porque estes são mais “atractivos” (Dunbar *op. cit.*). Porém, se um indivíduo precisa de catagem e a usa como mercadoria, então é provável que os de posição hierárquica superior exijam mais catagem da parte dos outros indivíduos. Isto porque se partirmos do princípio que a catagem é um bem apreciado por todos os indivíduos é natural que dominantes sejam mais tolerantes para com os subordinados que os catarem com mais frequência.

Os grupos de primatas são categorizados como “despóticos ou “igualitários” com base no nível do padrão de afiliação no grupo (Van Schaik 1989, Cheney 1992). Grupos “despóticos” e “igualitários” parecem ser distinguidos pelo ratio de catagens recíprocas para grupos de troca: nas sociedades igualitárias onde a dominância é fraca, a catagem recíproca predomina enquanto que nas sociedades despóticas, a troca de um comportamento por outro diferente será mais comum.

2. SOCIO-ECOLOGIA DOS MACACOS VERVET

2.1. Taxonomia

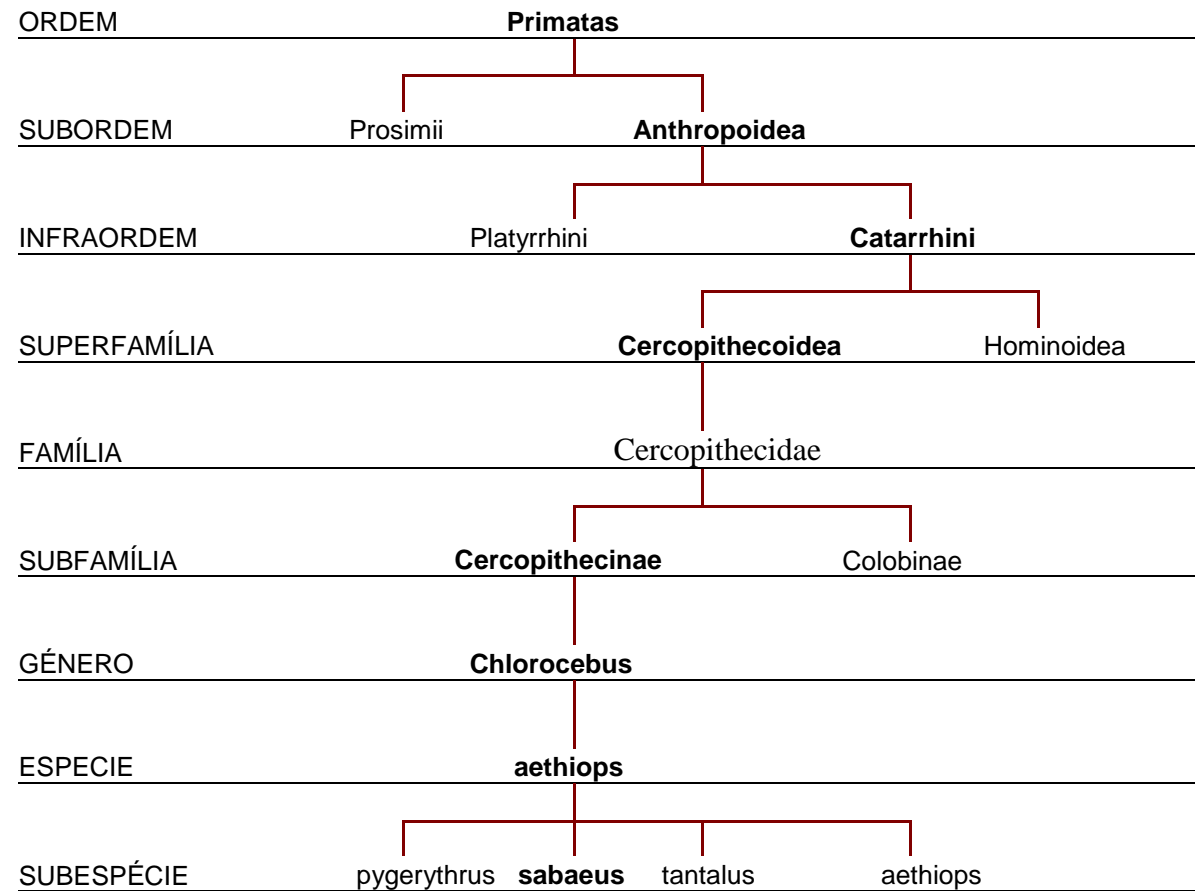
Os macacos vervet são membros da grande família de Macacos do Velho Mundo, os *cercopithecidae* (Whitehead & Jolly 2000, Groves 2001).

Apesar de não ser consensual¹, a classificação taxonómica foi mudada do género *Cercopithecus* para *Chlorocebus*. Este por seu lado subdivide-se em quatro sub-espécies: *Chlorocebus aethiops aethiops*, *Chlorocebus aethiops pygerythrus*, *Chlorocebus aethiops tantalus* e *Chlorocebus aethiops sabaeus* (Rowe 1996, Groves 2001).

Os antepassados dos actuais Macacos do Velho Mundo (onde se incluem os vervet) divergiram dos símios e humanos há cerca de 20 milhões de anos (Fleagle 1988). Por outro lado, os humanos e os grandes símios partilharam um antepassado comum entre 3 ou 5 milhões de anos atrás (Fleagle 1999, Casanova 2002).

¹ Os manuais mais recentes classificam os macacos vervet como pertencentes ao género *Chlorocebus*. Mas este facto ainda não gera consenso. Segundo Colin Groves (2001), todo o género *Chlorocebus* necessita de uma urgente revisão.

Tabela - 2 **Classificação taxonomica dos Primatas**



Fonte: Rowe 1996 e
Groves 2001

2.2. Características físicas

Os macacos vervet são pequenos se os compararmos com outros macacos do Velho Mundo (Fedigan 1992). Os machos adultos pesam cerca de 4 a 5 kg e as fêmeas pesam entre os 3 a 4 kg. Existe portanto algum dimorfismo sexual entre os vervet. Os indivíduos adultos chegam a atingir 75 cm de comprimento. A pelagem apresenta uma cor verde-dourada e têm a face toda negra. A cauda é muito comprida (chega a atingir 55 cm de comprimento) mas não é prensil. Tanto machos como fêmeas possuem caninos bem afiados e não existe dicromatismo sexual. Os machos têm o pénis avermelhado e o escroto é azul.

2.3. Aspectos bio-geográficos da espécie

Os macacos vervet são a espécie mais terrestre dentro do género *Chlorocebus* e são classificados como sendo semi-arbóreos e semi-terrestres. São quadrúpedes tanto no chão como nas árvores (Fedigan 1992).


Os vervet habitam as savanas, as florestas e zonas desérticas e são um dos primatas mais comuns do continente africano (Rowe 1996). De acordo com Cheney & Seyfarth (1992), podemos encontrar os vervet do Senegal à Somália e dos limites do deserto do Sahara à África do Sul.

Em *habitat* natural o tamanho dos grupos pode variar de 7 a 53 membros e o ratio entre os sexos, para indivíduos adultos, é normalmente de 1 ou 1,5 fêmeas por 1 macho (Fedigan 1992).

Diferentes *habitats* apresentam diferentes disponibilidades em termos de recursos, daí que, logicamente, os vervet adoptem estratégias adaptativas diferentes consoante as características próprias dos nichos que ocupam. Por exemplo, entre os grupos das zonas mais secas as fêmeas dão à luz pela primeira vez após atingirem cinco anos de vida. As fêmeas dos grupos das zonas mais húmidas geralmente dão à luz pela primeira vez com quatro anos. Os vervet das zonas húmidas estão mais expostos aos predadores do que os das zonas secas (Cheney & Seyfarth 1992).

O período de gestação é de 210 dias e os nascimentos dão-se à qualquer altura do ano. Segundo Cheney e Seyfarth (1992), as crias vervet são mais precoces e atingem a maturidade mais cedo do que as outras espécies da família dos *Cercopithecidae*, como por exemplo os babuíños (*Papio cynocephalus*).



 - Localização geográfica do género *Chlorocebus aethiops* (Rowe 1996)

2.4. Evidências da complexidade social: o sonograma

Experiências de repetição de vocalizações (*play back experiences*) levadas a cabo com a ajuda de gravadores provaram que um vervet reconhece as vocalizações dos outros membros do seu grupo e de grupos vizinhos e consegue, através das mesmas, classificar os indivíduos em grupos de parentesco, posições hierárquicas, etc (Rowe 1996).

O primeiro estudo deste tipo foi conduzido por Robert Seyfarth e Dorothy Cheney (ambos da Universidade de Pensilvânia). Durante a primeira fase da investigação procedeu-se à gravação das vocalizações produzidas pelos indivíduos em diferentes situações. Posteriormente procedeu-se a avaliação da relação entre as propriedades acústicas e o contexto em que as vocalizações foram produzidas. Assim foi possível identificar os diferentes tipos de vocalizações e desenvolver hipóteses sobre o significado funcional das mesmas. Foram passadas as gravações com vozes de indivíduos previamente seleccionados. Quando os outros membros do grupo ouviam a voz proveniente do gravador viravam a sua atenção imediatamente para o indivíduo cuja voz gravada foi emitida (Cheney & Seyfarth 1992).

Com base nas experiências de repetição também se chegou à conclusão que os macacos vervet possuem um conjunto de vocalizações que utilizam para avisar os restantes elementos do grupo da proximidade de um predador (e de que tipo de predador se trata) ou de um outro grupo vizinho. A cada predador corresponde uma vocalização diferente (e que provoca reacções diferentes ao nível do grupo), e o som emitido pelos indivíduos nessas circunstâncias é compreendido pelos restantes elementos do grupo que identificam o tipo de predador, por exemplo, a águia, o leopardo, os babuínos, etc (Jurmain *et al.* 2000).

Quando os vervet ouviam a vocalização que os alertava para a aproximação de um leopardo, todos os elementos do grupo subiam imediatamente para as árvores. Isto porque nas árvores é mais difícil serem capturados pelos leopardos devido ao facto de serem pequenos e ágeis. Já quando se encontravam nas árvores e ouviam a vocalização corresponde à aproximação de uma águia, desciam das árvores o mais depressa possível, e abrigavam-se em zonas de folhagem mais densa ou debaixo de pedras (Cheney & Seyfarth 1992). Isto porque as águias atacam pelo ar e a uma grande velocidade (Brown & Amadon 1968).

2.5. As dimensões dos grupos sociais e a dieta

As fêmeas jogam um papel importante na defesa do grupo e muitos primatólogos (como por exemplo Wrangham 1979, 1980, Cheney & Seyfarth 1992) têm defendido a ideia de que a defesa dos recursos pode afectar o seu sucesso reprodutivo. Isto porque entre dois grupos de tamanhos diferentes, o maior em termos de número de membros, está mais capacitado para invadir outros territórios ou para aumentar demograficamente bem como melhorar a qualidade do seu território. Os grupos grandes também apresentam níveis de mortalidade infantil e juvenil mais baixos que os grupos pequenos. Tal facto sugere que a habilidade para dominar os pequenos grupos pode ter uma grande importância no sucesso reprodutivo (Cheney & Seyfarth 1992).

Predadores como o leopardo, a águia, a cobra e os babuínos, são responsáveis pela maioria das mortes entre os vervet (Cheney & Seyfarth 1992). Cerca de 60% das crias morrem nos primeiros anos de vida, devido à predação (*op. cit.*).

Os vervet alimentam-se essencialmente de frutos, folhas, sementes, exsudações, casca das acácias e pequenos animais que caçam, nomeadamente, insectos, crustáceos, lagartos, etc. Mas regra geral estes habitantes da savana são extremamente vigorosos e muito hábeis a tirar partido de qualquer recurso alimentar que encontrem. Complementam a sua dieta de ervas e sementes com quase tudo o que conseguem alcançar.

Os vervet possuem bolsas faciais onde transportam os alimentos. Assim quando recolhem a quantidade necessária de alimentos voltam ao seu abrigo para os mastigar em segurança. Este modo de alimentação é uma importante técnica de sobrevivência que permite que os macacos evitem os seus inimigos, uma vez que permanecem pouco tempo em campo aberto.

2.6. Estrutura, organização e comportamento social

A estrutura social do *Chlorocebus aethiops sabaues* é em muitos aspectos semelhante à dos outros Macacos do Velho Mundo, como por exemplo, os babuínos (*Papio hamadryas*). Organizam-se em grupos multi-macho/multi-fêmea (Rowe 1996) e as fêmeas normalmente são o gênero filópatrico mantendo relações muito fortes com a sua linhagem materna (matrilineas). Por outro lado os machos migram do seu grupo natal quando atingem a maturidade sexual, o que acontece por volta dos 6 anos. Um macho pode chegar a mudar de grupo 2 a 3 vezes durante toda a sua vida e normalmente não volta ao grupo de origem. Os jovens machos procuram mudar para grupos próximos dos seus e que já têm o hábito de receber machos do seu grupo de origem (Cheney & Seyfarth 1992).

Nos vervet reciprocidade é mais comum em grupos pequenos e entre membros da mesma família (Cheney & Seyfarth 1992). Provavelmente porque encontramos mais alianças e comportamento afiliativo entre os familiares e indivíduos pertencentes a um pequeno grupo.

As experiências de repetição de vocalizações já mencionadas (ver secção 2.4) ajudaram ainda a provar que estes primatas têm a perfeita noção dos laços de parentesco que unem os membros do seu grupo. Ao serem emitidas vocalizações de crias, não só as suas progenitoras as reconheciam como as outras fêmeas do grupo ficavam à espera que as próprias avançassem (Boyd & Silk 2000).

Entre os primatas, a ligação entre os parentes têm as suas origens no estreito relacionamento entre a progenitora e as suas crias. Os *Chlorocebus aethiops* não são exceção, dado que as progenitoras dispendem uma boa parte do seu tempo com as crias. Os níveis de cooperação entre a progenitora e a cria vão aumentando à medida que esta última cresce, e persistirão por toda a vida. As fêmeas juvenis juntam-se às suas progenitoras na formação de alianças (Chapais 1992), e tomam conta temporariamente dos seus irmãos mais novos. Daí que, segundo Fedigan (1992), mães e crias são o foco da sociedade. A unidade matrilinear é uma estrutura muito importante na vida social dos vervet.

De um modo geral as fêmeas são muito atraídas pelas crias, especialmente as recém-nascidas, que normalmente são sempre um foco de atenção. A inspecção

genital é muito comum, mas não se sabe se existe tratamento diferenciado das crias em função do sexo (Fedigan 1992). Porém é provável que as crias do sexo feminino tenham mais privilégios pelo o facto de se tratar duma sociedade matrilinear.

Os machos adultos geralmente têm pouco contacto com as crias. É muito raro tomarem conta destas, cata-las, etc. Mas são tolerantes perante a presença das mesmas.

Quando um animal se aproxima de outro e este foge imediatamente, ou quando um indivíduo ameaça outro e este adopta uma posição submissa, podemos considerar tratar-se de uma interacção de dominância (Cheney *et al.* 1987)). O animal dominante tem acesso prioritário na obtenção de recursos alimentares, cópula e lugares de descanso sobre o animal dominado. A dominância entre os *Chlorocebus aethiops sabaesus* é transitiva (Cheney & Seyfarth 1992). Se o indivíduo A domina o indivíduo B e este é dominante sobre C, logo A invariavelmente também domina C.

Os *Chlorocebus aethiops sabaesus* são territoriais e dispendem um tempo considerável vigiando os movimentos dos outros grupos vizinhos (Cheney & Seyfarth 1992), ou seja defendem o seu território contra potenciais invasores. Normalmente fazem-no com mais frequência através de ameaças e exhibições do que através de agressões físicas. Segundo Fedigan (1992), os comportamentos territoriais são mais característicos dos machos do que das fêmeas.

3. ENQUADRAMENTO CONCEPTUAL DO TEMA DE PESQUISA

3.1. Alocatagem

A catagem, remoção de sujidades ou parasitas que se encontram na pelagem de um outro indivíduo, é uma das formas mais comuns de comportamentos afiliativos entre os primatas não humanos (Boyd & Silk 2000).

A principal função da catagem é ajudar a estabelecer e manter estreitas relações entre os indivíduos que integram o grupo (Jurmain *et al.* 2000).

A catagem é também uma experiência agradável. Estudos com macacos em cativeiro (ver secção 3.1.2.2) têm mostrado que a catagem faz com que os indivíduos se sintam mais relaxados reduzindo os seus níveis de “stress” (Dunbar 1991).

Muitas vezes os indivíduos concentram as suas catagens nas partes do corpo de difícil acesso (ex: as costas e a cabeça). A catagem social neste caso é um importante acordo de tit-for-tat. Um indivíduo cata as costas de um e este paga tal acto da mesma forma (*op. cit.*).

Entre os Macacos do Velho Mundo e os símios, o tempo dedicado à catagem durante o dia encontra-se bastante ligado ao tamanho do grupo (e à disponibilidade de recursos). Se a catagem serve para cimentar as alianças, quanto mais tempo um indivíduo dedicar a catar um aliado, mais efectiva será essa mesma aliança. E a aliança será proporcionalmente mais importante para um indivíduo à medida que o grupo se torna maior. Neste caso faz todo sentido investir mais tempo catando os seus aliados (*op. cit.*).

Entre os Macacos do Novo Mundo o tamanho do corpo dos indivíduos apresenta uma melhor correlação com o tempo dispendido em catagem em vez do tamanho do grupo (*op. cit.*). Para os Macacos do Velho Mundo é exactamente o contrário. Há uma marcada diferença entre os catarrhini e os platyrrhini na importância funcional que dão à catagem social. A função higiénica é mais importante entre os macacos do Novo Mundo enquanto que a função social tem mais peso entre os do Velho Mundo (Dunbar 1991). De referir que ainda hoje a catagem como função higiénica é exercida em pequenas comunidades rurais (por exemplo no México), e que se organizam em redor de grupos familiares (Casanova, comunicação pessoal).

Entre os vervet geralmente os animais dominantes recebem mais catagem do que os restantes elementos do grupo (Stammach 1987). A catagem entre os machos vervet é menos frequente pois estamos perante uma sociedade matrilinear. Geralmente as fêmeas catam os machos com mais frequência do que o contrário (*op. cit.*).

Em relação ao parentesco, podemos encontrar muitas ligações entre este e a catagem pois os indivíduos aparentados têm mais interacções afiliativas entre si do que com o resto do grupo (Cheney & Seyfarth 1992).

Se a principal função da catagem é estabelecer e manter laços sociais, é natural que a maior parte das catagens por parte das fêmeas vervet sejam direccionadas aos seus parentes mais próximos. Também é previsível que as fêmeas que se encontram no topo da hierarquia sejam mais catadas que as outras, dado que isto reforçará os laços de cooperação por parte das fêmeas de posição hierárquica inferior com as de posição hierárquica superior e com os óbvios benefícios para ambas (*op. cit.*)

Entre os vervet e outros Macacos do Velho Mundo, a catagem é principalmente feita ao nível de díades. Muitas vezes pode prever-se que a interacção entre competição e preferência por parceiros de catagem (com uma boa posição hierárquica) irá levar a uma grande frequência de catagem de indivíduos que ocupam um lugar elevado na hierarquia e também entre animais que ocupam posições adjacentes. Isto porque as fêmeas podem distribuir a maioria das suas catagens a outras fêmeas que também ocupam posições altas na hierarquia. Por seu lado, as fêmeas com posições hierárquicas medianas, devem competir para ter acesso às fêmeas de posição hierárquica dominante. Finalmente, as fêmeas de posição social subordinada vão competir para ter acesso a todos os indivíduos e consequentemente vão catar os parceiros subordinados (Seyfarth 1977).

Segundo Cheney & Seyfarth (1992), e como já foi anteriormente referido, deve haver um alto índice de catagem entre indivíduos aparentados. Mas quando um indivíduo cata outro, que não é parente, irá, teoricamente, preferir parceiros dominantes.

Durante uma interacção competitiva para se ter acesso a parceiros de catagem um indivíduo tem que se aproximar de parceiros que se estão a catar, e suplantando um deles, passa a ser ele a ocupar o lugar do indivíduo suplantado (Cheney & Seyfarth 1992).

3.1.1. As teorias explicativas da alocação

Existem várias teorias que procuram explicar a função da catagem. Nomeadamente: a catagem como forma de controlar as ectoparasitas (função higiénica); a função social da catagem; os efeitos do parentesco, posição hierárquica, idade e outras variáveis; a catagem como moeda ou bem de troca; e a catagem durante a reconciliação.

3.1.1.1. O controlo de ectoparasitas (função higiénica).

Esta hipótese argumenta que a catagem tem uma função utilitária (cuidar da higiene da pele). Reduzindo ou eliminando os ectoparasitas através da catagem, os primatas diminuem o risco de contraírem infecções ou doenças (Casanova 2002). Ao escolherem partes do corpo de difícil acesso, os parceiros de catagem podem ter uma influência positiva na higiene dos indivíduos catados. Portanto esta função apresenta óbvias vantagens para os indivíduos catados.

Porém, segundo Dunbar (1991), os sítios de catagem podem não ser relevantes para a função social da catagem, onde a relação íntima entre os indivíduos pode ser mais importante do que a remoção de ectoparasitas. Isto porque esta relação ajuda a manter os laços sociais entre os indivíduos.

Nesses casos a função social é de longe mais importante do que a função higiénica (Macacos do Velho Mundo), apesar de não ser negada a importância desta última.

3.1.1.2. A função social da catagem.

A hipótese social defende que a catagem é utilizada não apenas para remover ectoparasitas mas que também joga um papel importante no reforço dos laços sociais entre os membros do grupo.

Robin Dunbar da Universidade de Liverpool, defende que a catagem para os Macacos do Velho Mundo transcendeu a sua original função higiénica e tem actualmente um propósito social, mantendo e cultivando os laços sociais. Os laços sociais podem ter um valor realmente adaptativo para os indivíduos. Por exemplo, a catagem é muitas vezes trocada por apoio em coligações, e parceiros de catagem podem ser autorizados a aceder a recursos mais escassos (Dunbar 1991).

Entre os Macacos do Velho Mundo a catagem social está correlacionada com o tamanho do grupo e não com o tamanho da massa corporal dos indivíduos que pode estar, por sua vez, relacionada com o tempo dispendido na catagem. Tal indica que durante a evolução dos primatas houve uma transformação no sistema funcional responsável pela catagem (*op. cit.*).

A catagem serve essencialmente como mecanismo para reduzir a tensão social e ser catado tem um efeito relaxante (*op. cit.*). Keverne et al. (1989 in Casanova 2002) descobriram que a catagem influencia a concentração de beta-endorfinas no fluído cerebrospinal dos indivíduos. Por exemplo, os macacos talapoíns adultos (*Miopithecus talapoin*) exibem um aumento do opioídes no cérebro depois de catagem mútua com o seu parceiro (*op. cit.*).

A catagem tem também uma função integradora, dado que os indivíduos subordinados muitas vezes a usam para poderem ter acesso ao círculo dos animais dominantes.

Podemos concluir que a catagem ajuda a diminuir a tensão social dentro de um grupo e a formar e consolidar alianças entre os indivíduos.

3.1.1.3. Efeitos do parentesco, posição hierárquica, e outras variáveis.

No caso do parentesco, muitos estudos apresentam uma forte correlação com a catagem. Por exemplo, Cheney & Seyfarth (1992) argumentam que a maior parte das catagens entre as fêmeas vervet adultas se destinam a indivíduos geneticamente mais próximos.

Relativamente à hierarquia da dominância, Borries (1992 *in* Casanova 2002), por exemplo, argumenta que nas fêmeas Langures (*Semnopithecus entellus*) os indivíduos de baixas posições na hierarquia de dominância são catadas menos nas partes menos acessíveis do corpo.

O ciclo reprodutivo das fêmeas está correlacionado com as mudanças na distribuição e frequência de catagem (Rowell 1972).

A diferença sexual é também uma outra variável que pode influenciar o comportamento de catagem (Casanova 2002). As fêmeas de macaco-uivador-vermelho (*Alouatta seniculus*) catam-se umas às outras mais frequentemente do que aos machos (Sanchez-Villagra, Pope e Salas 1998). Por sua vez, os machos adultos catam fêmeas mais num contexto sexual, nomeadamente antes da cópula (Casanova 2002).

A relação entre catagem e as variáveis acima apontadas não é porém sempre linear (*op. cit.*).

3.1.1.4. A catagem como moeda ou bem de troca.

Esta hipótese argumenta que a catagem é “comercializada” entre os indivíduos como qualquer outro bem.

De acordo com Henzi & Barrett (1999 *in* Casanova 2002), a catagem social é o meio pelo qual as fêmeas de primatas asseguram apoio de outros indivíduos. As fêmeas podem ser apoiadas por outros indivíduos com os quais trocam catagem reciprocamente por benefícios directos (que a catagem por si só oferece), ou trocando-a por tolerância

por parte dos indivíduos mais poderosos. Assim a catagem pode ser crucial para as fêmeas (*op. cit.*).

Barton (2000 *in* Casanova 2002) descreveu fêmeas babuíno adultas (*Papio cynocephalus*) exibindo comportamentos afiliativos umas para as outras e trocando a maior parte das catagens entre si.

Este tipo de reciprocidade é de capital importância na formação de uma equipa coesa entre os membros de um grupo de primatas, principalmente nas situações de defesa do território face a grupos rivais e em situações de ataque de predadores.



Figura – 2: O indivíduo A (Évora) cata o B (Cesária)

3.2. A reciprocidade: tipologia

Neste trabalho são considerados três tipos diferentes de reciprocidade (relativa, absoluta e qualitativa) de acordo com o proposto por Hemelrijk (1990):

Reciprocidade relativa - Neste tipo de reciprocidade, os indivíduos ajudam com mais frequência aqueles que também com mais frequência lhes retribuem. A reciprocidade ocorre mesmo entre parceiros que apresentem grandes diferenças nas capacidades e tendências para praticar actos directos (Hemelrijk 1990). Como é o caso da catagem.

Trata-se do tipo de reciprocidade mais abrangente e que abarca e implica ainda os outros tipos de reciprocidade abaixo descritos.

Reciprocidade absoluta - Nestes casos os indivíduos retribuem de uma forma mais exacta. Cada um retribui exactamente a mesma frequência/duração que recebeu. Este tipo de reciprocidade é esperado acontecer particularmente quando os indivíduos não diferem muito nas suas capacidades e tendências. Os comportamentos são trocados alternadamente entre pares de indivíduos [tal como na estratégia tit-for-tat descrita por Axelrod & Hamilton (1981)]. A existência da reciprocidade absoluta implica a existência da reciprocidade relativa, porém o reverso não é necessariamente verdade (Hemelrijk 1990).

Reciprocidade qualitativa - Na reciprocidade qualitativa cada indivíduo ajuda apenas aqueles de quem também recebeu apoio no passado. A frequência e duração da ajuda prestada pode não reflectir os custos da mesma. Por exemplo, ajudar um indivíduo uma vez numa luta agressiva contra um terceiro de posição hierárquica superior pode custar mais do que ajuda-lo inúmeras vezes nas lutas agressivas com indivíduos de posição hierárquica inferior (Hemelrijk 1990). Portanto, o custo do acto pode variar, dependendo da situação.

A reciprocidade qualitativa pode ser vista como uma forma mais elementar da reciprocidade relativa dado que o exacto número da ocorrência de um determinado acto não é importante (*op. cit.*).

3.3. A cooperação nos vervet

Entre animais não aparentados o comportamento cooperativo também é partilhado reciprocamente tendo em conta as diferenças nas posições hierárquicas (*op. cit.*)

Estudos realizados por Cheney e Seyfarth (1992) demonstraram que há uma forte correlação entre as alianças formadas e a catagem recebida: as fêmeas vervet apresentam uma correlação muito significativa entre frequência de alianças formadas e a catagem recebida.

Especula-se que quando um vervet escuta um pedido de ajuda por parte de um parceiro, que a sua decisão pode ser afectada por duas considerações: 1. é um parente? 2. se não for um parente, qual a ligação que existe com este indivíduo (Cheney 1983)? Nestas situações sugere-se os macacos vervet respondem com mais frequência a pedidos de ajuda provenientes de indivíduos que os tinham catado antes do que a outros (Boyd & Silk 2000).

3.4. Dominância social

Muitas vezes diferentes indivíduos têm interesses comuns. Tal pode levar a que ambos cooperem ou lutem entre si (de Waal 1989, Manning & Dawkins 1998).

A habilidade para controlar, influenciar ou ter poder sobre outros companheiros numa dada situação, é um dos aspectos do relacionamento entre membros do mesmo grupo social (Fedigan 1992).

Inicialmente, a dominância era entendida como sendo essencialmente uma forma de poder de um indivíduo sobre os outros. Este poder era conseguido através da intimidação e do uso da força física. Para este facto muito contribuíram os estudos desenvolvidos por Schjelderup-Ebbe (1922) sobre a ordem das picadas nas galinhas domésticas. Segundo Schjelderup-Ebbe (*op. cit.*), quando se juntam num mesmo cativeiro galinhas que antes não se conheciam, estas irão picar-se mutuamente até

estabelecerem uma hierarquia linear entre elas. E a galinha alfa será aquela que pica todas as outras e que não é picada por nenhuma (Hinde 1974, Fedigan 1992).

Portanto, conceito de dominância aponta para a existência de desequilíbrios entre os membros de um grupo. Através de acções estratégicas e manipulativas, um indivíduo suplanta outros membros do grupo quando compete com estes para ter acesso aos recursos (Dunbar 1988, Fedigan 1992). Daí que para de Waal (1987), a dominância seja demasiado óbvia para ser ignorada.

Ultimamente os etólogos têm focado as suas atenções principalmente sobre os benefícios funcionais de ser dominante. Se o acesso a um determinado bem for limitado não podendo ter acesso a ele todos os indivíduos ao mesmo tempo, aquele que conseguir ser o primeiro indivíduo a ter acesso sobre o referido bem é considerado o indivíduo dominante. O “poder” sobre os outros indivíduos é neste caso determinado pelas habilidades individuais de cada um em ser o primeiro a ter acesso sobre os recursos e sem ser necessariamente o mais forte fisicamente (Fedigan 1992).

As estratégias desenvolvidas através da inteligência social são tão importantes como a força física. Investir tempo e energia nas interações afiliativas também pode assegurar o acesso ao recurso desejado (Fedigan 1992, Newton-Fisher 1997).

Segundo Cheney & Seyfarth (1992), a relação de dominância nos vervet pode ser medida através da interacção aproximação-afastamento. Neste caso os indivíduos são posicionados na hierarquia social em função de “quem evita quem” (Fedigan 1992).

Struhsaker (1967) no seu estudo com os vervet, descobriu que havia uma forte tendência para a existência de uma hierarquia linear entre esta espécie.

Entre os vervet, as relações de dominância são relativamente estáveis durante a maior parte do tempo. Se um animal é dominante sobre outro num dado dia, as hipóteses de o vir a continuar a ser durante muito tempo são elevadas (Cheney & Seyfarth 1992).

Uma das interacções sociais mais comuns entre os vervet ocorre quando um animal se aproxima de outro e este se retira. Esta interacção acaba por ser uma forma subtil de competição e ocorre em vários contextos (Rowell 1966). Por exemplo, se um indivíduo é dominante sobre outro quando competem por acesso à recursos alimentares, o mesmo indivíduo poderá ser também dominante quando competem por, cópulas, lugares de descanso, parceiros de catagem, etc (Cheney & Seyfarth 1992).

Entre as fêmeas vervet, há uma clara relação entre o parentesco e a dominância (Cheney & Seyfarth 1992). As crias fêmeas, geralmente herdaram o lugar imediatamente abaixo das progenitoras na hierarquia da dominância. Daí que este tipo de estratificação limita muito a ascensão na hierarquia social a uma cria que tenha uma mãe subordinada. Aliado a isto está o facto de as fêmeas serem o género filopátrico, isto é, permanecem durante toda a vida no grupo materno e existem várias matrilineas nesses grupos (umas dominantes e outras subordinadas).

Segundo Boyd & Silk (2000), em algumas espécies existe uma correlação positiva entre a hierarquia social de dominância feminina e muitos parâmetros do sucesso reprodutivo, tais como a idade com que se tem a primeira cria, a duração do intervalo entre o nascimento de cada cria, o número de crias que nascem por ano e as probabilidades de sobrevivência destas mesmas crias.

A importância da correlação entre a hierarquia da dominância e o sucesso reprodutivo é muitas vezes questionada porque existem populações em que este padrão não é verificado. Por exemplo, as fêmeas babuíno que ocupam lugares superiores na hierarquia da dominância em Gombe, apresentam taxas de aborto muito elevadas e têm vários problemas reprodutivos em comparação com as fêmeas subordinadas (Smuts 1985, Goodall 1986).

Porém, segundo Boyd & Silk (2000), os casos de correlação positiva entre a dominância feminina e o sucesso reprodutivo são muito mais frequentes do que os casos em que essa correlação é negativa.

As alianças são baseadas nas redes de relações sociais de longo prazo enquanto que as coligações são baseadas em satisfação e necessidades mais imediatas de forma a dar resposta a necessidades temporárias (Fedigan 1992). Uma aliança é formada por várias coligações.

Em mais de 20% das interações agressivas que envolvem fêmeas ou juvenis, um terceiro indivíduo intervém na luta para apoiar o agressor ou quem recebe a agressão [sob a forma de Coligações (Cheney & Seyfarth 1992)].

3.4.1. Direcção dos sinais agonísticos

A maior parte dos primatas raramente se envolvem em confrontos físicos violentos. Os indivíduos optam com muito mais frequência apenas por comportamentos como a ameaça ou a submissão. Esta é uma das razões pelo qual muitos estudos terem mostrado que as capacidades físicas não são determinantes fundamentais da hierarquia da dominância entre os primatas (Fedigan 1992).

Os animais são assim posicionados na hierarquia da dominância em função de quem e quantos indivíduos podem ameaçar directamente e de quem vai ignorar ou responder a essas mesmas ameaças.

3.4.2. Direcção da interacção aproximação-afastamento (suplante espacial).

A interacção aproximação-afastamento ou suplante espacial é utilizada por muitos investigadores como uma medida da dominância. Neste caso os animais são hierarquizados de acordo com quem evita ou quem evitará interagir com outros. Os exemplos mais comuns dão-se quando um membro do grupo se aproxima de outro (que se encontra catando, comendo, copulando, ou simplesmente descansando) e se retira apressadamente antes de ocorrer qualquer contacto entre ambos e o outro toma o seu lugar. Esta forma de aproximação-afastamento é por isso também denominada de suplante (que pode ser social, espacial, etc.) e “evitamento” (Fedigan 1992, Cheney & Seyfarth 1992).

A interacção aproximação-afastamento é muitas vezes a única forma do observador obter pistas sobre a relação de dominância entre os membros de um grupo social uma vez que em algumas espécies os confrontos agonísticos abertos são raros (Fedigan 1992).

Porém a maioria dos primatólogos que usam esta medida têm tentado ter em conta algumas questões ligadas às motivações individuais. Se um indivíduo evita uma interacção podemos sempre assumir que o evitamento é motivado pela aproximação de um parceiro hierarquicamente superior a este? Será que algumas vezes o evitamento não

é simplesmente motivado pela vontade de evitar uma interacção social naquele momento (*op. cit.*)?

3.4.3. O teste dos recursos alimentares (*food test*).

Este método consiste em reduzir a quantidade dos recursos alimentares dentro de um grupo e depois estudar a ordem em que os indivíduos com fome/sede comem ou bebem. Este tipo de testes onde os objectos de estudo são postos a passar fome/sede já não são utilizados pela maior parte dos primatólogos devido às questões éticas que colocam.

Este método era usado muitas vezes nos estudos em laboratório. Os recursos alimentares eram postos à disposição de dois indivíduos e aquele que primeiro se apoderasse dos mesmos era considerado o dominante (Fedigan 1992). Isto significava que era necessário provocar reacções nos indivíduos que caso contrário, poderiam não se manifestar. A artificialidade destes contextos e problemas éticos colocados tornaram estes testes obsoletos em primatas (*op. cit.*).

Quando os investigadores oferecem alimentos a dois animais, um conjunto variado de factores podem determinar qual dos dois animais se irá apoderar dos mesmos. No entanto, a maior parte destes factores podem obscurecer o teste da dominância. A hierarquia da dominância pode variar com o contexto social. Por exemplo, um macaco vervet normalmente evita roubar comida das mãos duma cria cuja progenitora é dominante se esta estiver presente. Porém se a progenitora estiver ausente, a cria pode ser ameaçada por um indivíduo hierarquicamente inferior à sua progenitora.

Portanto este tipo de testes não será variável e terá pouco sentido se não tivermos um profundo conhecimento do contexto social em que os mesmos se processam. Mesmo quando dois indivíduos são tirados do seu grupo e submetidos a testes isolados

do resto do grupo, a influência de um terceiro indivíduo pode ser significativa apesar de não ser visível (*op. cit.*).

3.4.4. Competição por acesso a parceiros sexuais

Tal como para ter acesso a locais preferenciais de descanso, parceiros de catagem, recursos alimentares, etc, os indivíduos também competem entre si por acesso à parceiros sexuais. A teoria de selecção sexual sugere que as fêmeas (dispersas de acordo com os recursos alimentares) são geralmente o “recurso limitado” nas sociedades de animais e que determinam a distribuição dos mesmos. Segundo a mesma teoria, a competição por acesso a fêmeas em estro tem relação directa com a hierarquia da dominância. O macho alfa é o primeiro a ter acesso à fêmeas em estro, o beta é o segundo, e assim por diante. Muitas descrições deste modelo sugerem que os machos ocupando as posições superiores da hierarquia da dominância transportam os “melhores genes e têm mais sucesso reprodutivo (Fedigan 1992).

Segundo Fedigan (*op. cit.*), este modelo apresenta algumas fragilidades. Realmente os machos competem por acesso à fêmeas em estro, mas as fêmeas também competem entre si por acesso à machos. Fedigan afirma ter observado a situações de ameaça e confrontos físicos entre as fêmeas na disputa de quem se iria sentar junto de um determinado macho entre os vervet, babuíños gelada (*Theropithecus gelada*) ou macacos Japoneses (*Macaca fuscata*). As fêmeas não são apenas indivíduos que se limitam a ser escolhidas pelos machos: a escolha feminina tem consequências ao nível do sucesso reprodutivo dos machos (Small 1989, Casanova 2002).

4. OS OBJECTIVOS DA PESQUISA

O nosso trabalho tem como objectivo alcançar uma melhor compreensão da reciprocidade na catagem de um grupo de macacos vervet (*Chlorocebus aethiops*), que vivem em cativeiro no Jardim Zoológico de Lisboa.

O nosso grupo de estudo é constituído por 10 indivíduos, de ambos os sexos e de diferentes grupos etários. Procuramos observar a direcção da catagem, principalmente entre indivíduos adultos (N=8) uma vez que a reciprocidade na alocação é um assunto prioritário apenas na vida adulta (Cheney e Seyfarth 1992).

Também é importante verificar qual dos sexos emite mais catagem. Daí que formulamos as seguintes hipóteses de pesquisa:

4.1. As hipóteses de Pesquisa

- 1 Os machos são mais catados pelas fêmeas do que o oposto.

Ho: As fêmeas são mais catados pelos machos que o oposto.

Previsão – Uma vez que nos vervet os machos são dominantes sobre as fêmeas (Cheney & Seyfarth 1992), prevê-se que estes sejam mais catados por estas do que o oposto.

- 3 As fêmeas emitem mais catagem entre elas.

Ho: As fêmeas não emitem mais catagem entre elas.

Previsão – Sendo os vervet uma sociedade de matrilineas onde as fêmeas apresentam ligações mais coesas (e de parentesco) entre si e são o género fipátrico (Cheney & Seyfarth 1992), prevê-se que estas se catem mais entre si do que os machos.

- 4 Há correlação entre a catagem e a dominância. Os dominantes são mais catados por subordinados do que o oposto.

Ho: Não há correlação entre a catagem e a dominância. Os subordinados são mais catados por dominantes do que o oposto.

Previsão: Tendo em conta que o conceito de dominância aponta para a existência de desequilíbrios no acesso a recursos (tais como a catagem) entre os membros de um grupo (Dunbar 1988, Fedigan 1992), prevê-se que os dominantes sejam mais catados por subordinados do que o oposto.

- 5 Existe reciprocidade relativa.

Ho: Não existe reciprocidade relativa.

Previsão: Partindo do princípio de que entre os vervet os indivíduos partilham comportamentos afiliativos preferencialmente com quem também mais lhes retribuem (Cheney e Seyfarth 1992). Prevê-se que existe reciprocidade relativa no nosso grupo de estudo.

PARTE II - MATERIAL E MÉTODOS

1. OS OBJECTOS DE ESTUDO

Do grupo de macacos vervet que estudamos (N=10) 4 são machos e 6 são fêmeas. Também convém salientar que 5 dos elementos do grupo nasceram em *habitat* natural, o que torna difícil estabelecer a idade correcta de cada um deles. Sendo assim, apenas é possível estabelecer idades aproximadas, em função do tamanho corporal e da data de entrada no Jardim Zoológico de Lisboa. Já os restantes indivíduos nasceram no Jardim Zoológico, e por isso podemos apresentar idades correctas.

Todos os indivíduos que nasceram em *habitat* natural são provenientes da Guiné-Bissau (Ruivo, comunicação pessoal).

No quadro podem ver-se os nomes dos indivíduos que compõem o grupo.

Tabela 3. Composição do grupo

NOMES	IDADE APROXIMADA ²	SEXO
JERÓNIMO*	14-17 ANOS	♂
LAURA*	10-13 ANOS	♀
CESÁRIA*	10-13 ANOS	♀
ÉVORA*	10-13 ANOS	♀
ANA*	10-13 ANOS	♀
MARIANA*	5-8 ANOS	♀
BANA*	5 ANOS	♂
SERGINHO*	5 ANOS	♂
PINTA	2 ANOS	♀
TITO	1 ANO	♂

* Indivíduos adultos

² Idade aproximada dos indivíduos na altura em que se iniciou a recolha de dados.

2. AS INSTALAÇÕES

Os macacos vervet encontram-se instalados num cativeiro em condições aceitáveis, se levarmos em conta a situação em que se encontram outras espécies de primatas no Jardim Zoológico de Lisboa (*Pan troglodytes* ou *Gorilla gorilla gorilla*).

O cativeiro é relativamente espaçoso, com uma área de cerca de 12 m² e 8 metros de altura. Possui ainda muita mobília “anti-stress”, como por exemplo, troncos de árvores, cordas, baloiços, objectos de plástico, etc. Há ainda algumas pedras no chão colocadas em forma de grutas e quatro pequenas casotas de madeira na parte superior de dois dos cantos, onde os indivíduos se podem abrigar. Existe uma fonte de água permanente para os animais beberem e se refrescarem. Este sítio também serve de refúgio quando um indivíduo é atacado pelos outros.

Dois cantos do cativeiro possuem casotas ou nenhos, que têm uma cobertura de fibra por baixo do gradeamento, o que permite aos animais abrigarem-se da chuva e dos ventos, mesmo estando fora das casotas.

O cativeiro é lavado pelos tratadores todos os dias (excepto aos fins de semana) com jactos de água, o que demora sensivelmente cerca de 30 a 40 minutos. Tal sucede normalmente antes da hora da principal refeição do dia: por volta das 11 horas da manhã ou a partir das 15 horas da tarde.

Apesar de todos os indivíduos terem acesso a todas as partes do cativeiro, alguns animais parecem demonstrar alguma preferência por um determinado lugar (ver resultados).

Os visitantes podem entrar em contacto físico com os animais, através dos buracos do gradeamento, pois o separador entre estes e o cativeiro é pouco eficaz. Daí que muitas vezes os visitantes se sintam tentados a tocar e alimentar os indivíduos. Isto, por vezes, também traz alguns problemas pois os vervet conseguem com alguma facilidade “roubar” objectos pessoais aos visitantes, como por exemplo óculos, canetas, etc.

A localização do cativeiro, relativamente próxima de outras espécies de primatas (babuíños, uivadores – *Alouatta seniculus*, macacos mona – *Cercopithecus mona*, siamangos – *Hylobates syndactylus*, etc.), tem-nos permitido observar algumas reacções dos vervet face às vocalizações e movimentações dos seus vizinhos.



Figura – 3: As instalações

3. ALIMENTAÇÃO

A alimentação ocorre normalmente sem incidentes. Os tratadores levam três recipientes (contendo os mesmos alimentos) que colocam em três sítios distintos do cativeiro. Em condições normais são sempre os mesmos indivíduos que se ocupam de um determinado recipiente (Jerónimo, Cesária, Bana, Serginho e Ana). Os restantes indivíduos, normalmente, vão comendo os alimentos que entretanto vão caindo no chão (Laura, Mariana e Évora). Até que os primeiros ocupantes terminem de comer os outros não comem (ver resultados).

A refeição principal é constituída essencialmente por frutas, como por exemplo, manga, pêssego, uva, pêra, maçã, banana, laranja, etc. Normalmente a refeição principal é dada no período de manhã (por volta das 10 horas), e volta a ser dada uma segunda refeição à tarde (por volta das 16 horas), constituída por pequenos pedaços de pão, iogurtes, ovos cozidos, milho fervido e grão, mas em menor quantidade que a refeição principal.

Estes espécimes às vezes também, recebem amendoins, tremoços, bolachas, pastilhas elásticas e outros itens dos visitantes. Apesar deste acto não ser permitido pelo Jardim Zoológico é tolerado pelos seus empregados.

4. A METODOLOGIA EMPREGUE

4.1. O período de habituação

O período de habituação visa familiarizar os objectos de estudo com a presença do observador para que a presença deste não altere o comportamento dos animais (Casanova 1992, Martin & Bateson 1993).

O início deste período foi um pouco complicado dado que os animais estão muito habituados a receberem comida e objectos da parte dos visitantes e esperavam por isso receber alimentos da nossa parte. Mas à medida que o tempo foi passando a nossa presença deixou de ser motivo de interesse por parte dos indivíduos estudados.

Optámos por usar o mesmo uniforme utilizado pelo pessoal do Jardim Zoológico, o que tornou a nossa presença menos estranha aos indivíduos observados.

Devido ao facto da capacidade olfactiva ser muito desenvolvida em alguns primatas utilizamos sempre os mesmos produtos de higiene pessoal (champôs, desodorizantes, cremes, sabonetes, etc.).

O nosso período de habituação teve uma duração total de 40 horas. Neste período procedemos ao reconhecimento dos indivíduos e tomamos contacto com o repertório comportamental da espécie.

4.2. Testes de fiabilidade e Testes Piloto

Neste período fizemos sucessivos treinos de utilização do cronómetro na medição temporal das diversas categorias observadas. Isto com o objectivo de nos familiarizarmos com os instrumentos de trabalho de modo a ganharmos a agilidade necessária que nos permitiu um melhor desempenho.

Também durante este período realizamos testes de fiabilidade. Os dados recolhidos neste período foram apenas utilizados em testes de fiabilidade do observador, pois não foram contabilizados na análise estatística posterior.

Com a ajuda de uma câmara de filmar, os dados foram recolhidos e mais tarde analisados repetidamente em diferentes dias de modo a medir a fiabilidade do observador.

Segundo Martin e Bateson (1993), as principais vantagens da utilização de imagens gravadas é precisamente poder analisar os mesmos comportamentos repetidamente pelo observador e ver até que ponto os dados recolhidos pelo mesmo são fiáveis.

A gravação, que durou dez minutos, (tempo de uma amostra focal – ver secção 4.3) foi analisada em três diferentes ocasiões pelo mesmo observador. Recorremos ao coeficiente de Spearman para medir a fiabilidade dos dados. Os resultados indicam que a correlação entre os dados das 3 observações diferentes é estatisticamente muito significativa (ver tabela).

Tabela 4 – Coeficiente de correlação de Spearman (fiabilidade do observador)

1ª e 2ª Observação	$F = 0,994, N = 3, P \geq 0,001$
1ª e 3ª Observação	$F = 0,747, N = 3, P \geq 0,001$
2ª e 3ª Observação	$F = 0,778, N = 3, P \geq 0,001$

4.3. A amostragem – protocolo de observação

Para a recolha de dados utilizamos dois tipos de amostragem: a amostragem *ad libitum* e a amostragem focal. Segundo Martin & Bateson (1993), durante a amostragem *ad libitum* o observador deve anotar tudo o que seja visível e lhe pareça relevante no momento. Por outro lado, na amostragem focal, o investigador observa um único indivíduo durante um tempo limitado e regista as diferentes categorias de comportamento por este efectuado ou realizadas por outros indivíduos mas direccionadas para o animal focal (*op. cit.*).

Durante o período de habituação utilizamos a amostragem *ad libitum*, que é normalmente a técnica de recolha de dados utilizada durante esta fase do trabalho. Isto porque se trata de uma amostragem não sistemática de observações informais (Casanova 1996), e que nos permite recolher o máximo de informação possível de forma a nos familiarizarmos com a espécie em questão e o respectivo etograma. Neste período, para além de termos identificado todos os indivíduos do grupo, também aproveitamos para elaborar o etograma. O etograma permitiu-nos descrever os comportamentos observados. E neste tentamos incluir o maior número possível de comportamentos observados da espécie em questão e que fossem importantes para as nossas hipóteses iniciais (ver secção 4.1).

Numa segunda fase do trabalho, realizámos um estudo piloto. Os dados que recolhemos nesta etapa também não foram utilizados na análise estatística. Esta fase é bastante importante na medida em que permite ao investigador familiarizar-se com a folha de registo de dados e mais uma vez certificar-se do etograma da espécie em estudo.

Nesta e na fase de trabalho seguinte, utilizamos a amostragem focal (ver anexo 1), que permite observar cada elemento do grupo individualmente (Altmann 1974) e é considerada o melhor tipo de amostra para estudar grupos sociais (Martin & Bateson 1993).

Para garantir a representatividade dos resultados, procuramos organizar as nossas observações de modo a que no fim ficássemos com o mesmo número de horas, entre o período da manhã e da tarde. Também tivemos que dispendir o mesmo tempo de observação para todos os elementos do grupo. Daí que dividimos o dia de observação em dois turnos. Sendo que o turno da manhã tinha início às 9 horas e terminava às 12 horas e o turno da tarde começava às 12 horas e terminava às 19 horas. Ficamos com o mesmo número de horas por cada turno. Cada amostra tinha uma duração de 10 minutos e entre cada amostra fazíamos um intervalo de 5 minutos de modo a não comprometer a fiabilidade dos dados devido ao cansaço do observador (ver Martin & Bateson 1993). A ordem das observações foi definida aleatoriamente. No total, fizemos cerca de 150 horas em amostras focais que com as 40 horas do período de habituação perfizeram um total de 190 horas de observação.

Tabela 5 – Amostras focais

Nomes	Turno 1 (N)	Tempo total (Minutos)	Turno 2 (N)	Tempo total (Minutos)
Jerónimo	56	560	56	560
Cesária	56	560	56	560
Ana	56	560	56	560
Bana	56	560	56	560
Serginho	56	560	56	560
Laura	56	560	56	560
Mariana	56	560	56	560
Évora	56	560	56	560
Total	56	4480	56	4480

4.4. O etograma e o processo de codificação

O etograma é um catálogo com as descrições de padrões de comportamento que caracterizam a espécie em estudo (Martin & Bateson 1993). Inclui um conjunto de categorias que facilitam as descrições comportamentais e a análise das respostas às questões por nós levantadas.

Com base na investigação bibliográfica, recolhemos um conjunto de comportamentos utilizados pelos diferentes autores. A este repertório comportamental acrescentamos as alterações decorrentes das nossas próprias observações. Assim construímos o “nosso próprio” etograma.

Também procurámos seleccionar apenas as categorias que considerámos relevantes e consistentes para a materialização do nosso trabalho (Martin & Bateson 1993).

Optámos por dividir os padrões de comportamento em quatro grupos: comportamentos afiliativos, comportamentos agonísticos, comportamentos sexuais e outros comportamentos (ver anexo 2).

Os comportamentos afiliativos podem entender-se como oposição aos comportamentos agonísticos (Casanova 1996). Estes comportamentos incluem a catagem, a reconciliação, o consolo, as interacções amigáveis, etc (Jurmain *et al.* 2000). A maior parte desses comportamentos implicam contacto físico (Jurmain *et al.* 2000).

Quanto aos comportamentos agonísticos incluem: perseguição, ameaça, luta, suplante espacial, suplante social, suplante de objectos e suplante alimentar.

Os comportamentos sexuais, para Jurmain *et al.* (2000), são um conjunto de comportamentos que se encontram intimamente ligados ao ciclo reprodutivo feminino. Nos vervet as fêmeas só se encontram receptivas aos machos apenas nos períodos de estro. O estro é caracterizado por mudanças comportamentais onde a fêmea indica aos machos que se encontra sexualmente receptiva.

Ainda segundo os mesmos autores, apesar de as alianças entre machos e fêmeas não serem muito comum entre primatas, existem algumas espécies, como é caso dos babuínos, em que machos e fêmeas formam coligações durante os períodos de estro ou até em períodos onde não existe qualquer estro (Smuts 1985).

As alianças entre machos e fêmeas podem resultar num aumento do sucesso reprodutivo para ambos os indivíduos. Para o macho há um aumento da probabilidade de que será ele o pai das crias geradas pela fêmea. Ao mesmo tempo, a fêmea ganha potencialmente a protecção do macho contra os predadores e outros elementos do seu grupo. Possivelmente o macho poderá ajudar a fêmea a cuidar das crias que ela já tem (*op. cit.*).

4.5. Análise de dados

Para o tratamento e análise dos dados construímos uma base de dados em EXCEL® para Windows. A análise estatística foi realizada com o auxílio do programa estatístico SPSS 11.0 para Windows (*Statistical Package for Social Sciences*).

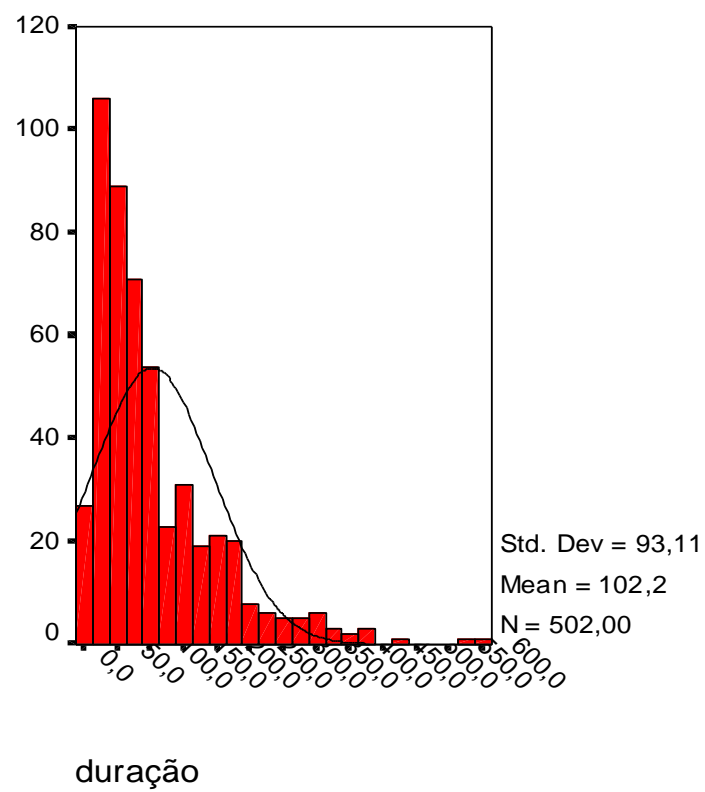
A nossa base de dados foi constituída pelas seguintes variáveis: bout – que especifica os turnos ou secções de catagens; focal – que identifica o indivíduo a ser observado (e que pode ser emissor ou receptor); sexo – que identifica o género do indivíduo observado; N – identifica quem iniciou a interacção (emissor) e a quem a interacção foi dirigida (receptor); receptor – que identifica o indivíduo com o qual o focal interage; duração – que regista o início e o fim do comportamento observado; intervalo de tempo - que regista o fim de um comportamento e início de outro e simultâneo – que regista o tempo de ocorrência de um mesmo comportamento simultaneamente entre dois ou mais indivíduos (o focal e outros).

As nossas matrizes foram construídas tendo em conta quem foi o emissor e quem foi o receptor da interacção. Nelas incluímos todas as interacções registadas em cada uma das categorias seleccionadas e para a construção das mesmas tivemos apenas em conta quem foi o focal (quer como emissor ou receptor).

Para a análise da reciprocidade (de grupo) na catagem também utilizamos o modelo estatístico da Hemelrijk (“MATSQUAL”). Os dados referentes aos totais de catagem emitida e recebida foram dispostos numa matrix que, por sua vez, faz a transposição dos resultados. O número de permutações foi de 2000 para N=8. Para testar os dados, utiliza-se o Mantel Z, o R e o K. Também utilizamos o método da L. Barrett, para testar a reciprocidade em díades (regressões lineares e coeficiente de correlação de Sperman).

Em todos os gráficos e quadros apresentados os indivíduos foram ordenados segundo a sua posição hierárquica. As posições hierárquicas de cada indivíduo foram definidas de acordo com os ganhos de cada um em situações de ameaças e agressões.

Como mostra o gráfico em baixo, o resultado do teste de distribuição dos dados recolhidos provou-nos que a distribuição dos mesmos não era normal. Daí que foi necessário recorrermos a testes estatísticos não paramétricos.



PARTE III - RESULTADOS

1. DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL PREFERENCIAL

Com base no quadro em baixo, podemos concluir que existe uma clara preferência da parte dos indivíduos por determinados lugares do cativeiro.

As alas B e C (ver planta do cativeiro codificado) foram claramente as mais procuradas pela maioria dos membros do nosso grupo de estudo. Isto deve-se provavelmente ao facto de as duas alas possuírem casotas e coberturas de fibras que protegem os indivíduos das intempéries naturais. Portanto são sítios com boas condições para o descanso. Naturalmente Jerónimo e Cesária (indivíduos dominantes) foram os que por mais vezes foram observados nas alas B e C.

A ala A, apesar apresentar a terceira maior taxa de ocupação, foi geralmente mais procurada apenas pela Mariana e Évora. Ambas elegeram-na como zona de refugio em situações de fuga a agressões, ameaças e suplantes.

As alas CC e CD também apresentam uma razoável taxa de ocupação dado que, em conjunto com a ala C, constituem os três locais onde os tratadores depositam os recursos alimentares. O domínio dos indivíduos hierarquicamente superiores sobre estes lugares também justifica o domínio destes sobre os recursos alimentares. Dado que estes foram sempre os primeiros a se apoderarem dos recursos alimentares.

Quadro – 1

Taxa de ocupação das diferentes dependências do cativeiro (ocorrências)

	A	AC	AD	B	BC	BD	C	CC	CD	D	DC	DD	E	Total
Jerónimo	2	1	0	28	0	1	33	0	0	0	1	0	2	68
Cesária	1	3	2	18	0	2	19	6	4	0	1	0	4	60
Ana	4	1	3	13	0	1	14	3	5	2	0	0	2	48
Bana	1	0	1	16	3	1	8	9	3	3	1	1	7	54
Serginho	4	0	4	7	0	0	12	3	6	7	0	1	3	47
Laura	3	1	2	16	0	0	10	3	6	0	0	0	3	44
Mariana	25	0	0	4	0	0	7	4	2	3	0	0	0	45
Évora	11	2	2	6	0	0	7	3	3	8	0	0	4	46
Total	51	8	14	108	3	5	110	31	29	23	3	2	25	422

Os dados foram registados durante o tempo das focais.

2. CARACTERIZAÇÃO DOS COMPORTAMENTOS AFILIATIVOS

2.1. Catagem

Jerónimo foi o indivíduo que menos catagem emitiu (N=6, 178 segundos, o que representa apenas 1,8% do total das catagens emitidas). Por outro lado foi o segundo indivíduo que mais catagens recebeu (N=57, o que representa 17,5% do total das catagens recebidas). Porém Jerónimo foi o indivíduo catado durante mais tempo no grupo (4956 segundos). A Cesária foi a principal receptora das catagens do Jerónimo em termos de ocorrência (N=4, 69 segundos). Porém Serginho foi quem foi catado por Jerónimo durante mais tempo (N=1, 70 segundos). Laura também recebeu uma catagem do Jerónimo (N=1, 39 segundos). Os restantes indivíduos não receberam qualquer catagem por parte do Jerónimo (ver matrix 1, 2 e 3).

Cesária foi emissora de catagem apenas por 28 ocorrências e por outro lado foi quem mais catagens recebeu (N=79, o que representa 24,3% do total das catagens recebidas). Porém, apesar de ter recebido mais catagens que Jerónimo, recebeu menos que este em duração (4831 segundos). Ana foi quem mais catagens recebeu por parte da Cesária (N=11, 2498 segundos), seguida pelo Jerónimo, Serginho e Bana (N=5, N=4 e N=3, respectivamente). Laura, Mariana e Évora, não foram catadas pela Cesária.

Ana emitiu mais catagens (N=63, 4792 segundos) do aquelas que recebeu (N=48, 3914 segundos). A Cesária foi a principal receptora das catagens da Ana (N=33, 2498 segundos, o que representa 10% do total das catagens recebidas). A seguir temos a Laura e o Jerónimo (N=15 e N=11, respectivamente). Porém Jerónimo recebeu catagem da Ana durante mais tempo que Laura (1169 segundos para o Jerónimo contra 1074 segundos para Laura). Bana, Serginho e Mariana não receberam catagem por parte da Ana.

Bana recebeu mais catagens (N=19, 2026 segundos) do as que emitiu (N=11, 461 segundos). Bana foi o segundo (ficando apenas à frente da Mariana) indivíduo que menos catagens recebeu em termos de ocorrências (apenas 5,7% do total das catagens emitidas). Mas em termos de duração ficou à frente da Mariana e da Évora (com 2026 segundos). O Jerónimo foi o principal receptor das catagens do Bana em termos de ocorrências (N=6, 82 segundos). Mas em termos de duração, Cesária foi quem mais catagens recebeu da parte do Bana (N=1, 323 segundos). Com excepção da Ana, todos os indivíduos do grupo receberam catagem do Bana.

Serginho foi o terceiro indivíduo que menos catagens emitiu (N=14, 1159 segundos), mas por outro lado foi o terceiro maior receptor de catagem (N=48, 4422 segundos) em igualdade de ocorrências com Ana, mas com mais duração que esta. Jerónimo foi quem mais catagens recebeu da parte do Serginho (N=8, 715 segundos). Com a excepção da Ana e da Mariana todos receberam catagem do Serginho.

Laura foi quem mais catagem emitiu (N=106, 9408 segundos, o que representa 32,7% do total das catagens emitidas). Serginho, Cesária, Jerónimo e Ana foram os indivíduos que mais catagens da Laura receberam, em termos de ocorrência (N=30, N=21, N=20 e N=16, respectivamente). Porém se formos analisar as durações veremos que Serginho foi o mais catado pela Laura (com 3075 segundos), mas asseguir vem Ana (com 1920 segundos), Jerónimo (com 1434 segundos) e por fim Cesária (com 1425 segundos). Todos os indivíduos do grupo foram catados pela Laura.

Mariana foi emissora em 29 secções de catagem (num total de 2337 segundos) e foi receptora em apenas pouco mais de metade (N=17, 1327 segundos) em relação ao que emitiu. Jerónimo e Évora com 7 foram os indivíduos que mais catagens receberam da Mariana em termos de ocorrência. Porém em termos de duração Jerónimo foi muito mais catado (1017 segundos) que Évora (302 segundos). Apenas a Cesária não recebeu qualquer catagem por parte da Mariana.

Évora emitiu 69 catagens (4689 segundos). Com excepção de Jerónimo, todos os indivíduos do grupo foram catados por Évora. Por outro lado Évora apenas foi receptora de catagem por 24 vezes (1151 segundos) e só não foi catada pelo Jerónimo e pela Cesária.

Quadro – 2

Matrix catagem (ocorrências)

	Jerónimo	Cesária	Ana	Bana	Serginho	Laura	Mariana	Évora	Total
Jerónimo	—	4	0	0	1	1	0	0	6
Cesária	5	—	11	3	4	0	1	4	28
Ana	11	33	—	0	0	15	0	4	63
Bana	6	1	0	—	2	2	0	0	11
Serginho	8	1	0	1	—	1	0	3	14
Laura	20	21	16	3	30	—	10	6	106
Mariana	7	0	1	3	6	5	—	7	29
Évora	0	19	20	9	5	10	6	—	69
Total	57	79	48	19	48	34	17	24	326

Quadro – 3

Matrix catagem (duração/segundos)

	Jerónimo	Cesária	Ana	Bana	Serginho	Laura	Mariana	Évora	Total
Jerónimo	—	69	0	0	70	39	0	0	178
Cesária	539	—	101	271	475	0	31	263	1680
Ana	1169	2498	—	0	0	1074	0	51	4792
Bana	82	323	0	—	38	18	0	0	461
Serginho	715	29	0	323	—	47	0	45	1159
Laura	1434	1425	1920	193	3075	—	871	490	9408
Mariana	1017	0	327	33	561	97	—	302	2337
Évora	0	487	1566	1206	203	802	425	—	4689
Total	4956	4831	3914	2026	4422	2077	1327	1151	24704

Quadro – 4

Matrix catagem (percentagens)

	Jerónimo	Cesária	Ana	Bana	Serginho	Laura	Mariana	Évora	Total
Jerónimo	—	1,2	0	0	0,3	0,3	0	0	1,8
Cesária	1,5	—	3,3	0,9	1,2	0	0,3	1,2	8,4
Ana	3,3	10,1	—	0	0	4,6	0	1,2	19,2
Bana	2	0,3	0	—	0,6	0,6	0	0	3,5
Serginho	2,4	0,3	0	0,3	—	0,3	0	0,9	4,2
Laura	6,2	6,4	5	0,9	9,2	—	3	2	32,7
Mariana	2,1	0	0,3	0,9	2	1,5	—	2,1	8,9
Évora	0	6	6,1	2,7	1,5	3	2	—	21,3
Total	17,5	24,3	14,7	5,7	14,8	10,3	5,3	7,4	100

2.2. Alocatagem

Registamos apenas dois casos de alocatagem simultânea sendo ambos com os mesmos intervenientes: Cesária e Ana. A duração total foi de 89 segundos.

Quadro – 5

Alocatagem

		Duração/segundos	Total/ocorrências
Ana	Cesária	89	2

2.3. Autocatagem

Segundo o quadro em baixo, os indivíduos que mais catagens receberam foram os que menos autocatagem emitiram. Por outro lado, com a excepção de Bana, os indivíduos que menos catagem receberam foram os que mais autocatagem emitiram.

É também de salientar o facto de os níveis de autocagem observadas serem muito inferiores à alocatagem.

Quadro – 6

Autocatagem e catagem recebida (duração/segundos)

	Autocat. segundos	Cat. receb. segundos
Jerónimo	104	4956
Cesária	256	4831
Ana	908	3914
Bana	679	2026
Serginho	1078	4422
Laura	1968	2077
Mariana	2580	1327
Évora	789	1151
Total	7573	24704

2.4. Direcção das catagens emitidas

Dos 24704 (N=326) segundos de catagens observadas, 10176 (41%) foram emitidas por indivíduos do sexo feminino aos do sexo masculino. Por sua vez os machos cataram as fêmeas apenas durante 570 segundos (N=13, 2,3%). A Cesária, apesar de ter sido o segundo indivíduo que mais catagens recebeu (4831 segundos) no grupo, apenas 421 segundos destas foram emitidas por machos. Todos os machos foram catados por quatro das cinco fêmeas do grupo. Jerónimo só não foi catado pela Évora. Bana e Serginho só não foram catados pela Ana. Jerónimo foi catado pelas fêmeas durante 4159 segundos (N=43) mas só catou as fêmeas durante 108 segundos (N=5). Bana recebeu catagem das fêmeas durante 1703 segundos (N=18) e só retribuiu durante 341 segundos (N=3). Serginho também recebeu (N=45) 4314 segundos (foi o macho mais catado pelas fêmeas) e só emitiu durante 121 segundos (N=5).

Enquanto que todos os machos foram catados por fêmeas, Ana e Mariana não foram catadas por nenhum macho. Cesária e Laura foram as únicas fêmeas que foram catadas por todos os machos. Cesária foi a mais catada pelos machos (N=6, 421 segundos).

Quadro – 7

Matrix catagens emitidas pelas fêmeas aos machos (ocorrências)

	Jerónimo	Bana	Serginho	Total
Cesária	5	3	4	12
Ana	11	0	0	11
Laura	20	3	30	53
Mariana	7	3	6	16
Évora	0	9	5	14
Total	43	18	45	106

Quadro –8

Matrix catagens emitidas pelas fêmeas aos machos (duração/segundos)

	Jerónimo	Bana	Serginho	Total
Cesária	539	271	475	1285
Ana	1169	0	0	1169
Laura	1434	193	3075	4702
Mariana	1017	33	561	1611
Évora	0	1206	203	1409
Total	4159	1703	4314	10176

Quadro – 9

Matrix catagens emitidas pelos machos às fêmeas (ocorrências)

	Cesária	Ana	Laura	Mariana	Évora	Total
Jerónimo	4	0	1	0	0	5
Bana	1	0	2	0	0	3
Serginho	1	0	1	0	3	5
Total	6	0	4	0	3	13

Quadro –10

Matrix catagens emitidas pelos machos às fêmeas (duração/segundos)

	Cesária	Ana	Laura	Mariana	Évora	Total
Jerónimo	69	0	39	0	0	108
Bana	323	0	18	0	0	341
Serginho	29	0	47	0	45	121
Total	421	0	104	0	45	570

Gráfico nº1

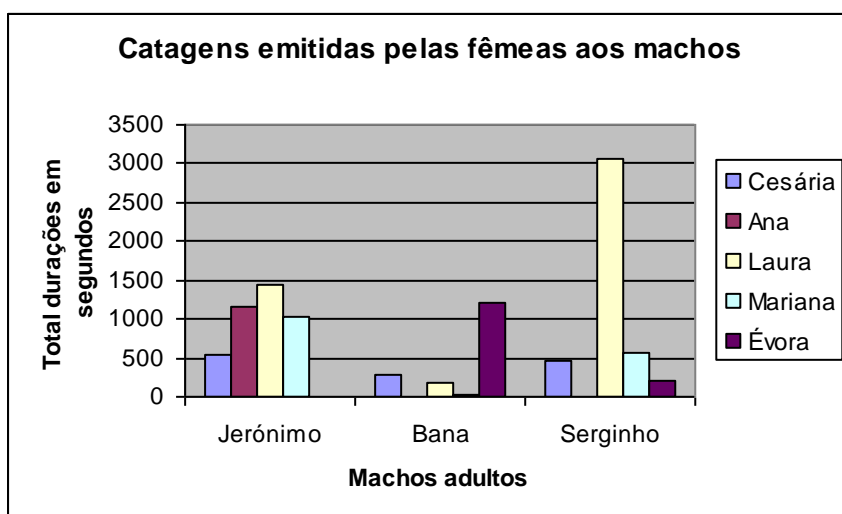


Gráfico nº2

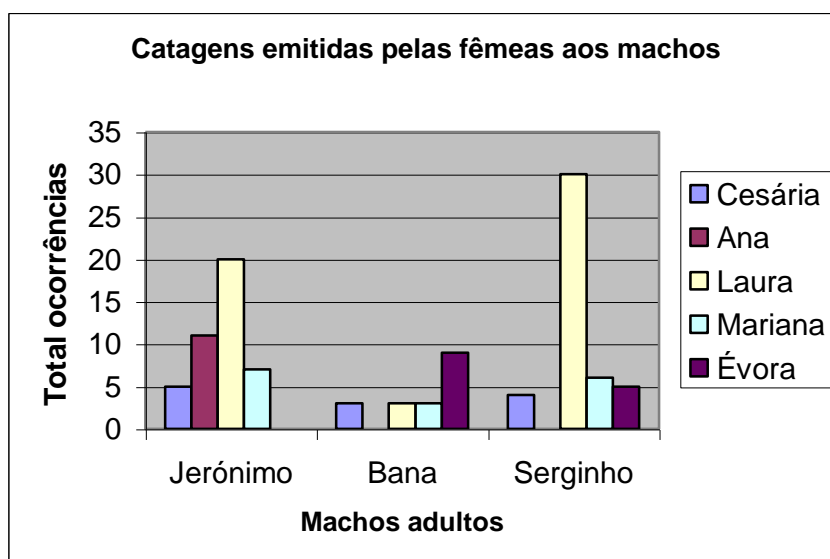


Gráfico nº3

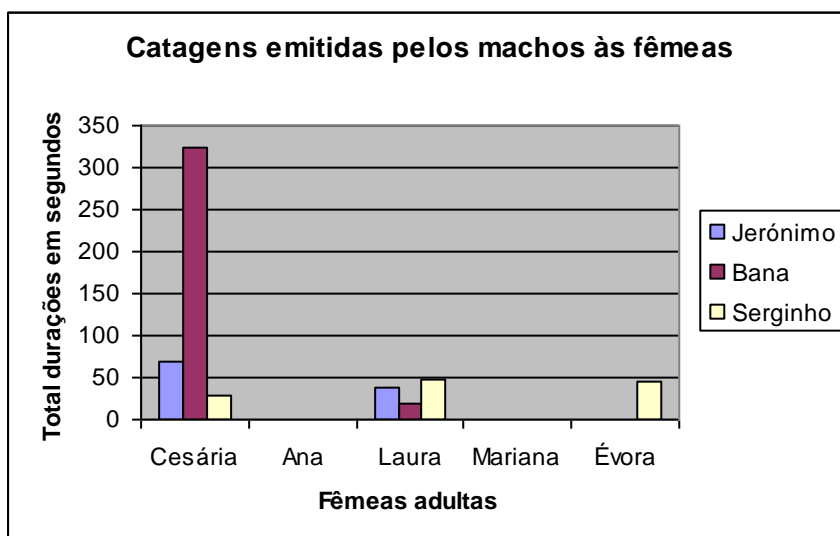
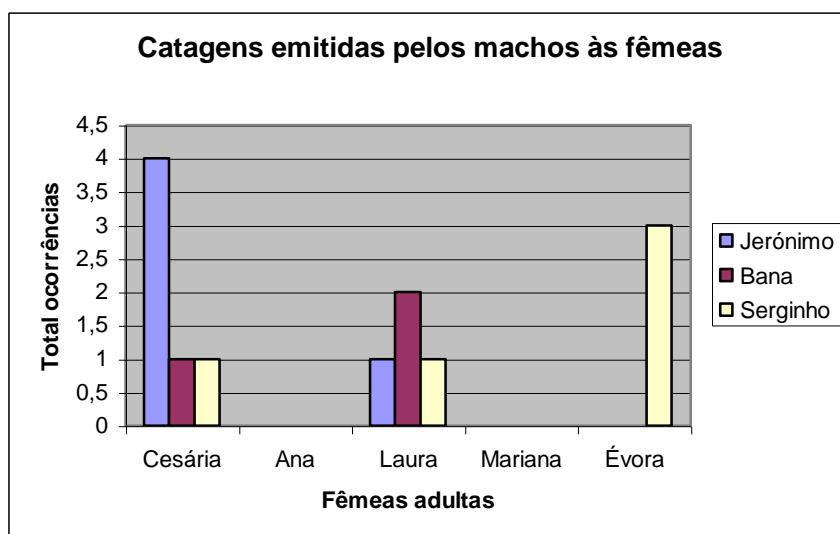


Gráfico nº4



2.5. Catagem entre indivíduos do mesmo sexo.

As fêmeas emitiram catagens entre si durante 12730 segundos (N=189, 51% do total das catagens emitidas). Por sua vez, os machos apenas emitiram catagens entre si durante 1228 segundos (N=18, 5% do total das catagens emitidas).

O Jerónimo só catou Serginho uma única vez (N=1, 70 segundos) e não chegou a catar Bana. Bana catou Jerónimo durante 82 segundos (N=6) e Serginho durante 38 segundos (N=2). Serginho catou Jerónimo durante 715 segundos (N=8) e Bana durante 323 segundos (N=1). Serginho foi quem mais catagens emitiu aos parceiros do mesmo sexo (N=9, 1038 segundos) e Jerónimo foi quem mais recebeu (N=14, 797 segundos) e quem menos emitiu (N=1, 70 segundos).

Évora foi quem mais catagens emitiu aos indivíduos do mesmo sexo em termos de ocorrências (N=55, 3623 segundos), mas foi a Laura quem mais catagens emitiu em termos de durações (N=53, 4706 segundos). A Cesária foi quem menos catagens emitiu às outras fêmeas (N=16, 395 segundos) e quem mais recebeu das mesmas (N=73, 4410 segundos, o que representa 35% do total das catagens trocadas entre fêmeas). Laura e Évora foram as únicas a catar todas as outras fêmeas do grupo e Ana a única a receber catagem de todas. Mariana apenas recebeu catagem de Laura e Évora. Cesária só não foi catada pela Mariana e por sua vez apenas catou a Ana.

Quadro – 11

Matrix catagem entre fêmeas (ocorrência)

	Cesária	Ana	Laura	Mariana	Évora	Total
Cesária	—	11	0	1	4	16
Ana	33	—	15	0	4	52
Laura	21	16	—	10	6	53
Mariana	0	1	5	—	7	13
Évora	19	20	10	6	—	55
Total	73	48	30	17	21	189

Quadro –12

Matrix catagem entre fêmeas (duração/segundos)

	Cesária	Ana	Laura	Mariana	Évora	Total
Cesária	—	101	0	31	263	395
Ana	2498	—	1074	0	51	3623
Laura	1425	1920	—	871	490	4706
Mariana	0	327	97	—	302	726
Évora	487	1566	802	425	—	3280
Total	4410	3914	1973	1327	1106	12730

Quadro – 13

Matrix catagens emitida entre machos (ocorrências)

	Jerónimo	Bana	Serginho	Total
Jerónimo	—	0	1	1
Bana	6	—	2	8
Serginho	8	1	—	9
Total	14	1	3	18

Quadro –14

Matrix catagens entre machos (duração/segundos)

	Jerónimo	Bana	Serginho	Total
Jerónimo	—	0	70	70
Bana	82	—	38	120
Serginho	715	323	—	1038
Total	797	323	108	1228

Gráfico nº5

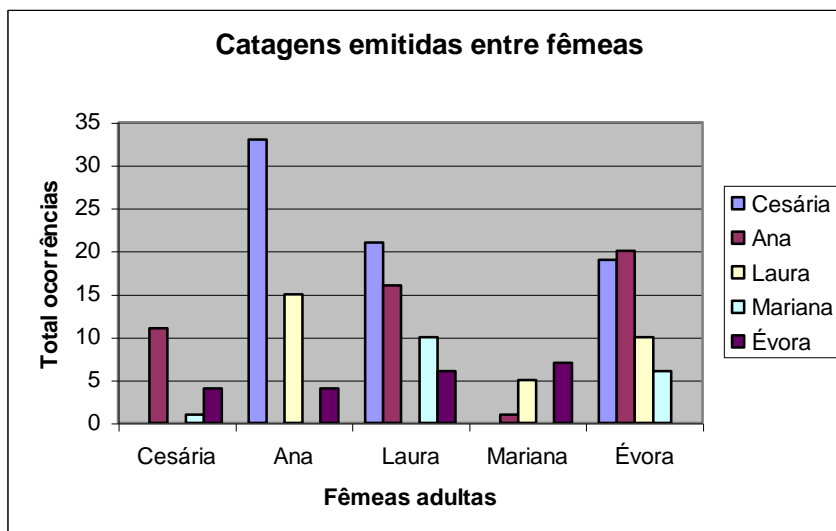


Gráfico nº6

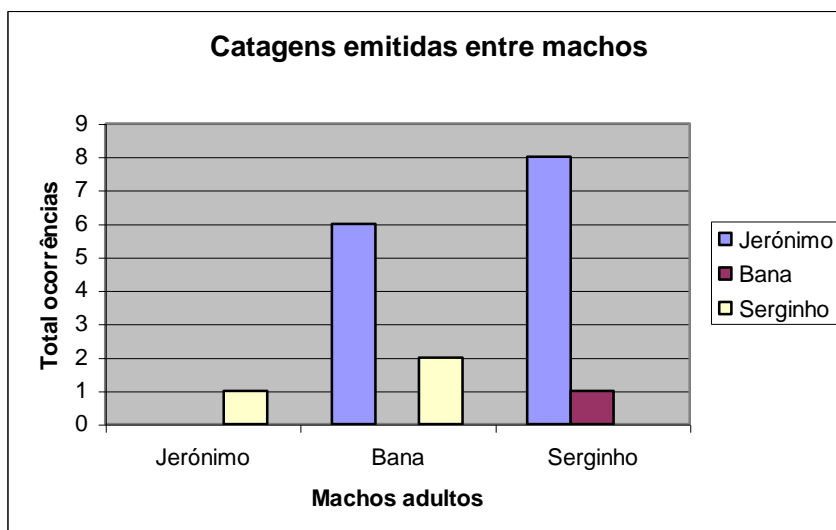


Gráfico nº7

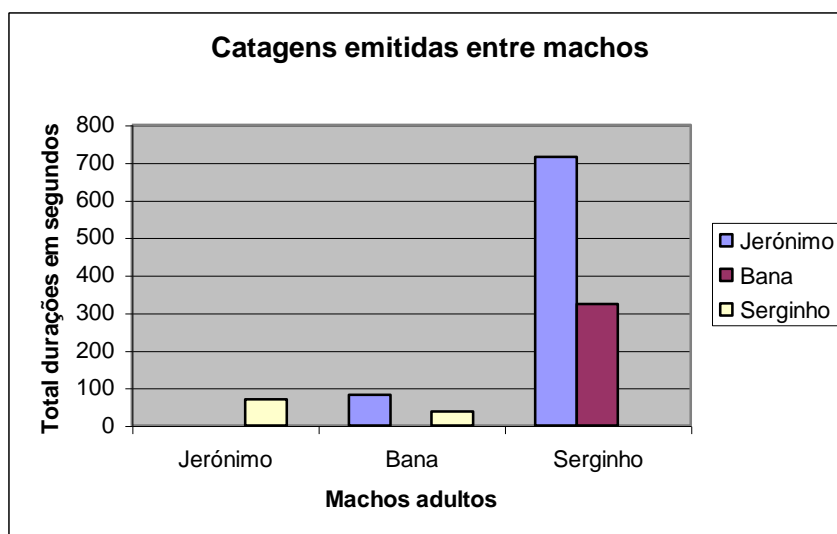
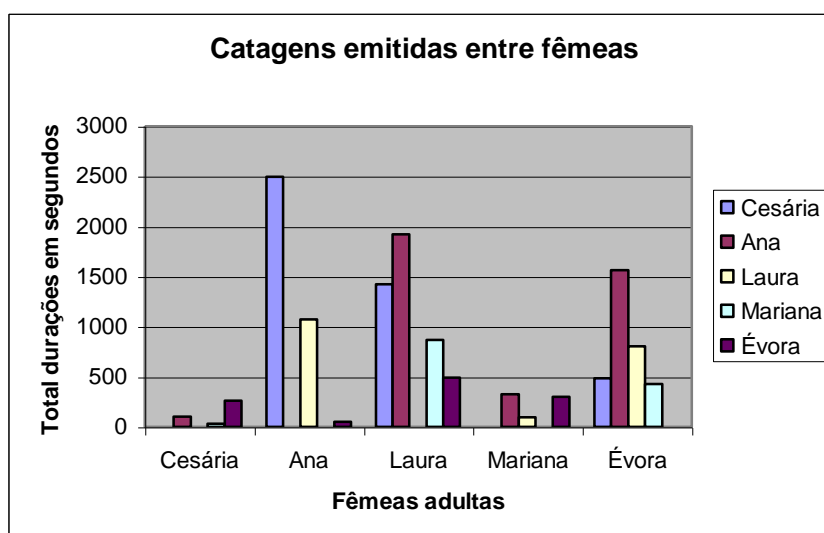


Gráfico nº8



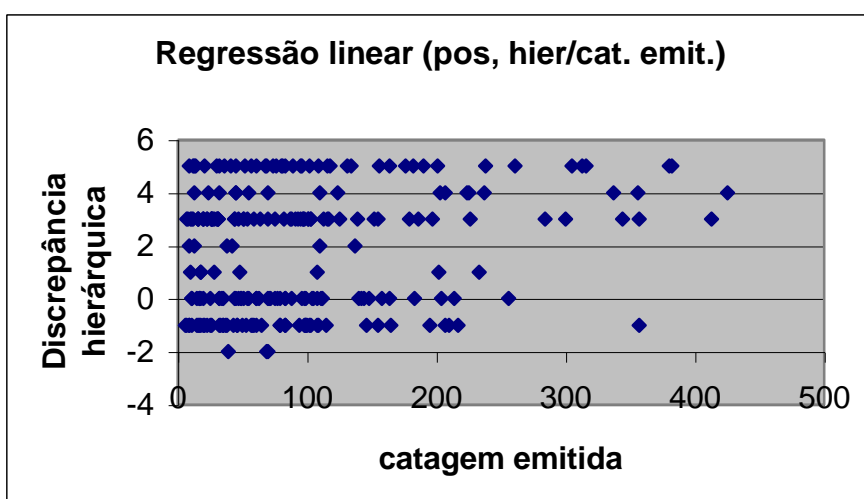
Quadro – 15

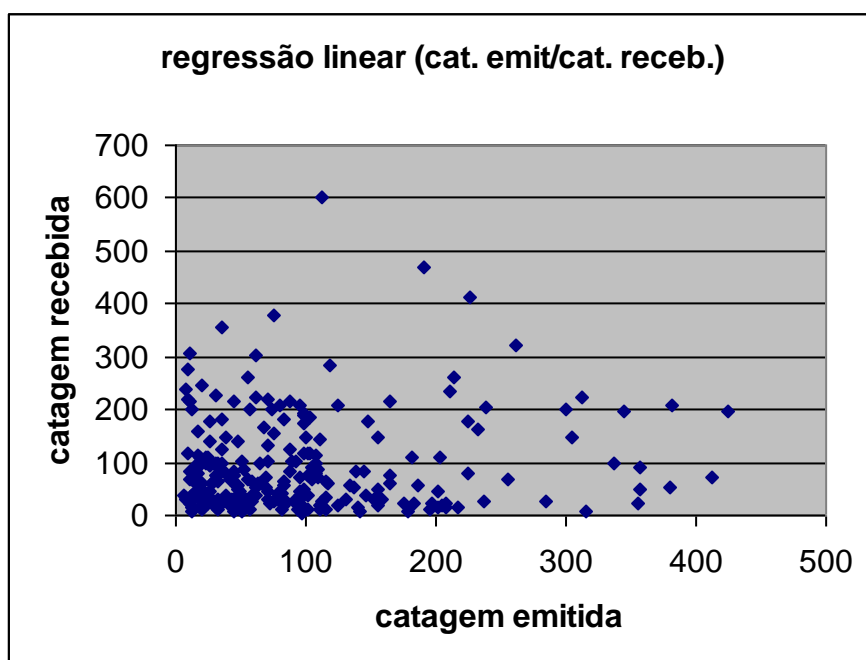
Distribuição de preferência de parceiros durante a catagem

Focal	Número de parceiros	Principal parceiro (ocorrência)	Principal parceiro (duração/segundos)	Outros parceiros (duração/segundos)
Jerónimo	3	Cesária (66,6%)	Serginho (70)	Laura (39)
Cesária	6	Ana (40%)	Jerónimo (539)	Serginho (475), Bana (271), Évora (263) e Mariana (31)
Ana	4	Cesária (52%)	Cesária (2498)	Jerónimo (1169), Laura (1074) e Évora (51)
Bana	4	Jerónimo (54%)	Cesária (323)	Serginho (38) e Laura (18)
Serginho	5	Jerónimo (57%)	Jerónimo (715)	Bana (323), Laura (47), Évora (45) e Cesária (29)
Laura	6	Serginho (28%)	Serginho (3075)	Jerónimo (1434), Cesária (1425), Ana (1920), Mariana (871), Évora (490) e Bana (193)
Mariana	6	Jerónimo (24%)	Jerónimo (1017)	Serginho (561), Ana (327), Évora (302), Laura (97) e Bana (33)
Évora	6	Ana (29%)	Ana (1566)	Bana (1206), Laura (802), Cesária (487), Mariana (425), e Serginho (203)

Reciprocidade relativa Kr = -1 ; Pr = 0,4777	$P \leq 0,05$
Reciprocidade absoluta Mantel Z = 708 ; Pr = 0,8856	$P \leq 0,05$
Reciprocidade qualitaiva Kr = 14 ; Pr = 0,07	$P \leq 0,05$

Com base no quadro em cima podemos comprovar que não existe reciprocidade (relativa, absoluta e qualitativa) ao nível do grupo. Os nossos resultados apresentaram valores muito acima do valor do P proposto pelo modelo de Hemerlijk.





Correlations

			Cat. Emit	catagem recebida
Spearman's rho	Cat. Emit	Correlation Coefficient	1,000	,026
		Sig. (2-tailed)	.	,684
		N	240	240
	catagem recebida	Correlation Coefficient	,026	1,000
		Sig. (2-tailed)	,684	.
		N	240	492

Também com base nas regressões lineares (entre a catagem emitida/catagem recebida e entre a discrepância hierárquica/catagem emitida) e no coeficiente de correlação de Spearman chegamos a conclusão que também não existe reciprocidade na catagem ao nível de díades.

3. JOGO SOCIAL: A ESCOLHA DE PARCEIROS

Os parceiros mais preferidos pela maioria dos indivíduos foram o Jerónimo, a Cesária e o Serginho.

O parceiro preferido do Jerónimo foi a Cesária. Os restantes parceiros foram o Serginho e o Bana.

A Cesária apenas teve preferência por Jerónimo, não iniciando o jogo social com mais nenhum outro indivíduo.

Ana também apenas teve preferência por um único indivíduo, neste caso a Cesária.

Bana foi o indivíduo que mais parceiros teve (4). O seu parceiro preferido foi o Serginho, Seguido pela Cesária, Ana e Jerónimo.

Serginho teve 3 parceiros de jogo social. O seu principal parceiro foi também o Bana. Os restantes parceiros foram o Jerónimo e a Laura.

Évora teve apenas 1 parceiro, que foi o Bana.

Laura e Mariana não emitiram qualquer jogo social

Quadro – 16

Distribuição de preferência de parceiros durante o jogo social

Focal	Número de parceiros	Principal parceiro (ocorrência)	Principal parceiro (duração/segundos)	Outros parceiros (duração /segundos e ocorrência)
Jerónimo	3	Cesária (50%)	Cesária (150)	Serginho (114, 38%), Bana (36, 12%)
Cesária	1	Jerónimo (100%)	Jerónimo (56)	-
Ana	1	Cesária (100%)	Cesária (102)	-
Bana	4	Serginho (50%)	Serginho (405)	Cesária (243, 30%), Ana (81, 10%), Jerónimo (81, 10%)
Serginho	3	Bana (70%)	Bana (605)	Jerónimo (173, 20%), Laura (87, 10%)
Laura	-	-		-
Mariana	-	-		-
Évora	1	Bana (100%)	Bana (19)	-

4. CARACTERIZAÇÃO DOS COMPORTAMENTOS AGONÍSTICOS.

4.1. Ameaças e agressões

Jerónimo foi o indivíduo que mais agressões e ameaças emitiu (N=9, 22,5% do total das ameaças e agressões emitidas) e por outro lado, o único membro do grupo que não foi nem ameaçado nem agredido.

Cesária emitiu 7 (17% do total das ameaças e agressões emitidas) ameaças e agressões para 4 dos indivíduos do grupo (Bana, Serginho, Laura e Ana) e apenas recebeu 1 (do Serginho).

Ana emitiu 8 ameaças e agressões. A principal visada pelas ameaças e agressões da Ana foi a Mariana, que recebeu 7 e Laura recebeu apenas 1. Mas nenhum outro indivíduo do grupo recebeu qualquer ameaça ou agressão por parte da Ana. Por outro lado, Ana apenas foi ameaçada por 1 vez, sendo o actor da mesma a Cesária.

Das 8 ameaças e agressões do Bana 6 foram dirigidas para o Serginho e apenas 1 para Laura e Mariana. Bana foi quem mais ameaças e agressões recebeu (N=11, 28% do total das ameaças e agressões recebidas), apesar de também ter sido um dos que mais emitiu. Jerónimo foi quem mais agrediu e ameaçou Bana (N=6, 66,6%). As restantes foram provenientes da Cesária (N=3) e Serginho (N=2).

Serginho emitiu 5 ameaças e agressões e foi (a par de Cesária) dos que mais indivíduos ameaçou ou agrediu (Bana, Cesária, Mariana e Évora). Por outro lado, Serginho foi também dos que mais ameaças e agressões recebeu (N=9, 23% das ameaças e agressões recebidas).

Laura emitiu apenas 2 ameaças e agressões e os receptores foram Mariana e Évora. Porém recebeu 4 ameaças e agressões (N=2 da Cesária e N=1 da Ana e do Bana).

Mariana emitiu apenas uma ameaça ou agressão (sendo Évora a receptora) e foi uma das principais receptoras com 10. Ana foi quem mais ameaçou e agrediu Mariana (N=7, 70%).

Évora foi o único indivíduo do grupo que não emitiu qualquer agressão ou ameaça e no entanto foi receptora de 4. Jerónimo, Serginho, Laura e Mariana foram os emissores.

Quadro – 17

Matrix ameaças e agressões (ocorrências)

	Jerónimo	Cesária	Ana	Bana	Serginho	Laura	Mariana	Évora	Total
Jerónimo	—	0	0	6	2	0	0	1	9
Cesária	0	—	1	3	1	2	0	0	7
Ana	0	0	—	0	0	1	7	0	8
Bana	0	0	0	—	6	1	1	0	8
Serginho	0	1	0	2	—	0	1	1	5
Laura	0	0	0	0	0	—	1	1	2
Mariana	0	0	0	0	0	0	—	1	1
Évora	0	0	0	0	0	0	0	—	0
Total	0	1	1	11	9	4	10	4	40

Quadro –18

Matrix ameaças e agressões (percentagens)

	Jerónimo	Cesária	Ana	Bana	Serginho	Laura	Mariana	Évora	Total
Jerónimo	—	0	0	15	5	0	0	2,5	22,5
Cesária	0	—	2,5	7,5	2,5	5	0	0	17,5
Ana	0	0	—	0	0	2,5	17,5	0	20
Bana	0	0	0	—	15	2,5	2,5	0	20
Serginho	0	2,5	0	5	—	0	2,5	2,5	12,5
Laura	0	0	0	0	0	—	2,5	2,5	5
Mariana	0	0	0	0	0	0	—	2,5	2,5
Évora	0	0	0	0	0	0	0	—	0
Total	0	2,5	2,5	27,5	22,5	10	25	10	100

Gráfico nº9

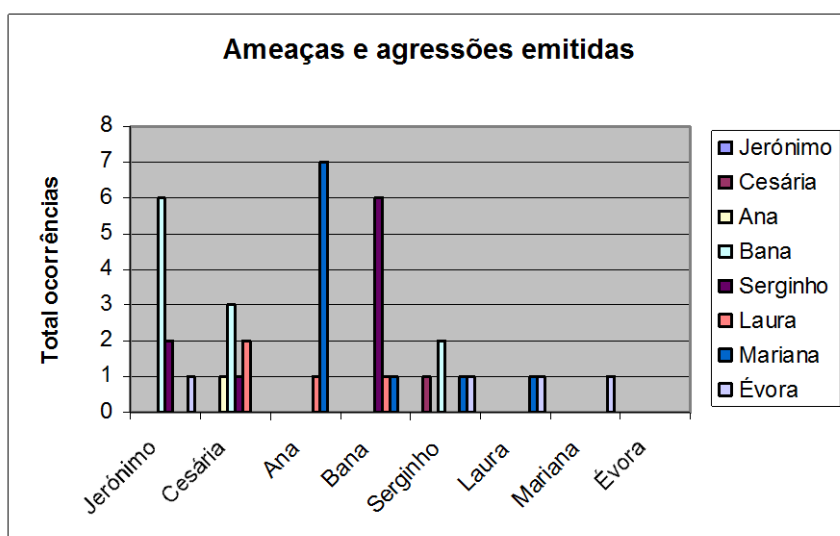


Gráfico nº10

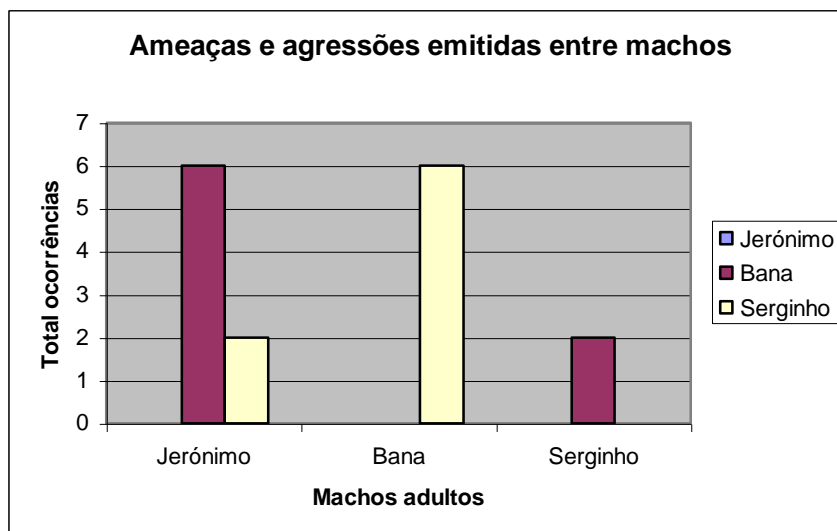
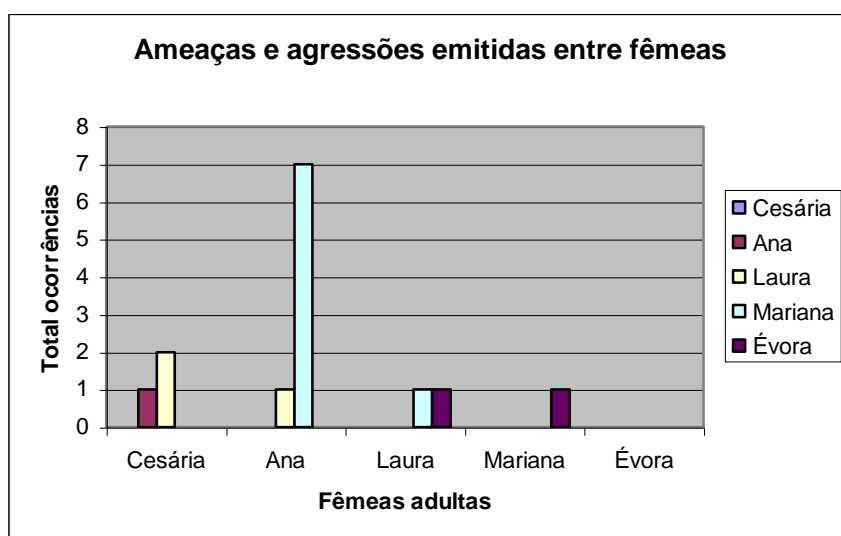


Gráfico nº11



4.2. Suplantes

Cesária foi quem mais suplantes emitiu (N=27, 36,5% do total dos suplantes emitidos). Com exceção do Jerónimo e do Serginho, todos os restantes membros do grupo foram suplantados pela Cesária. Laura foi a principal receptora dos suplantes da Cesária (N=11, 41%) seguida por Mariana (N=6, 22,2%), Ana (N=5, 18,5%), e Évora (N=4, 15%). Entre os machos apenas encontramos Bana (que sofreu um suplante da

Cesária). Por outro lado, Cesária foi receptora de apenas 2 suplantes, sendo ambos provenientes do Jerónimo.

Jerónimo foi o único indivíduo que suplantou todos os outros membros do grupo (mais do que uma vez). Évora foi a mais suplantada com 9 (39%) dos 23 suplantes emitidos pelo Jerónimo. Por outro lado, Jerónimo foi o também único membro do grupo que não foi suplantado por nenhum outro indivíduo.

Cesária e Jerónimo emitiram 50 dos 74 suplantes do grupo (o que representa 68% do total).

Ana emitiu 7 suplantes. Laura (N=3), Mariana (N=2) e Évora (N=2) foram as receptoras. E foi suplantada 8 vezes. Cesária foi quem por mais vezes suplantou Ana (N=5, 62,5%), os restantes suplantes foram provenientes do Jerónimo (N=2) e do Serginho (N=1).

Bana apenas emitiu 3 suplantes (para Laura, Mariana e Évora) e foi receptor de 5. Jerónimo (N=2), Laura (N=2) e Cesária (N=1) foram os emissores.

Serginho foi emissor de suplantes por 5 vezes. Mariana foi a principal receptora com 3. Os restantes foram Ana (N=1) e Laura N=1).

Laura (N=20), Mariana (N=15) e Évora (N=21) foram os indivíduos que mais suplantes sofreram (76% da totalidade dos suplantes recebidos). Laura (apesar de ter recebido 20) emitiu 8 suplantes, tendo sido Évora a principal receptora (N=4). Mariana suplantou Évora por 1 vez. Évora foi o único indivíduo do grupo que não suplantou ninguém e por outro lado foi também quem mais suplantes recebeu.

Quadro – 18

Matrix suplante objectos (ocorrências)

	Jerónimo	Cesária	Ana	Bana	Serginho	Laura	Mariana	Évora	Total
Jerónimo	—	0	0	0	0	0	0	0	0
Cesária	0	—	0	0	0	0	0	0	0
Ana	0	0	—	0	0	1	0		1
Bana	0	0	0	—	0	1	0	0	1
Serginho	0	0	1	0	—	1	0	0	2
Laura	0	0	0	0	0	—	0	0	0
Mariana	0	0	0	0	0	0	—	1	1
Évora	0	0	0	0	0	0	0	—	0
Total	0	0	1	0	0	3	0	1	5

Quadro – 19

Matrix suplante espacial (ocorrências)

	Jerónimo	Cesária	Ana	Bana	Serginho	Laura	Mariana	Évora	Total
Jerónimo	—	2	2	2	2	4	2	9	23
Cesária	0	—	5	1	0	5	2	1	14
Ana	0	0	—	0	0	0	2	1	3
Bana	0	0	0	—	0	0	1	1	2
Serginho	0	0	0	0	—	0	3	0	3
Laura	0	0	0	2	1	—	0	2	5
Mariana	0	0	0	0	0	0	—	0	0
Évora	0	0	0	0	0	0	0	—	0
Total	0	2	7	5	3	9	10	14	50

Quadro – 20

Matrix suplante social (ocorrências)

	Jerónimo	Cesária	Ana	Bana	Serginho	Laura	Mariana	Évora	Total
Jerónimo	—	0	0	0	0	0	0	0	0
Cesária	0	—	0	0	0	4	3	2	9
Ana	0	0	—	0	0	2	0	1	3
Bana	0	0	0	—	0	0	0	0	0
Serginho	0	0	0	0	—	0	0	0	0
Laura	0	0	0	0	0	—	0	0	0
Mariana	0	0	0	0	0	0	—		0
Évora	0	0	0	0	0	0	0	—	0
Total	0	0	0	0	0	6	3	3	12

Quadro – 21

Matrix suplante alimentar (ocorrências)

	Jerónimo	Cesária	Ana	Bana	Serginho	Laura	Mariana	Évora	Total
Jerónimo	—	0	0	0	0	0	0	0	0
Cesária	0	—	0	0	0	2	1	1	4
Ana	0	0	—	0	0		0		0
Bana	0	0	0	—	0	0	0	0	0
Serginho	0	0	0	0	—		0	0	0
Laura	0	0	0	0	0	—	1	1	2
Mariana	0	0	0	0	0	0	—	2	2
Évora	0	0	0	0	0	0	0	—	0
Total	0	0	0	0	0	2	2	4	8

Quadro – 22

Matrix suplantes total (ocorrências)

	Jerónimo	Cesária	Ana	Bana	Serginho	Laura	Mariana	Évora	Total
Jerónimo	—	2	2	2	2	4	2	9	23
Cesária	0	—	5	1	0	11	6	4	27
Ana	0	0	—	0	0	3	2	2	7
Bana	0	0	0	—	0	1	1	1	3
Serginho	0	0	1	0	—	1	3	0	5
Laura	0	0	0	2	1	—	1	4	8
Mariana	0	0	0	0	0	0	—	1	1
Évora	0	0	0	0	0	0	0	—	0
Total	0	2	8	5	3	20	15	21	74

Quadro – 23

Matrix suplantes emitidas entre fêmeas (ocorrências)

	Cesária	Ana	Laura	Mariana	Évora	Total
Cesária	—	5	11	6	4	26
Ana	0	—	3	2	2	7
Laura	0	0	—	1	4	5
Mariana	0	0	0	—	1	1
Évora	0	0	0	0	—	0
Total	0	5	14	9	11	39

Quadro – 24

Matrix suplantes emitidas entre machos (ocorrências)

	Jerónimo	Bana	Serginho	Total
Jerónimo	—	2	2	4
Bana	0	—	0	0
Serginho	0	0	—	0
Total	0	2	2	4

Gráfico nº12

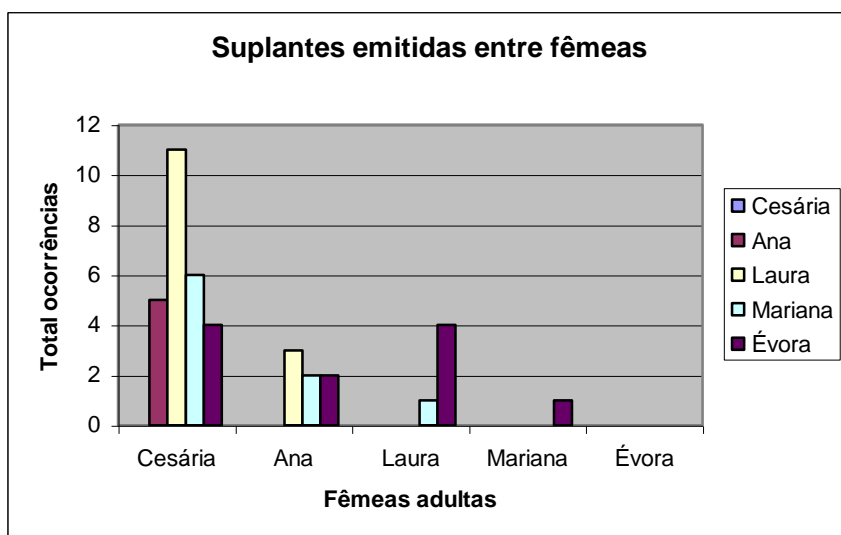


Gráfico nº13

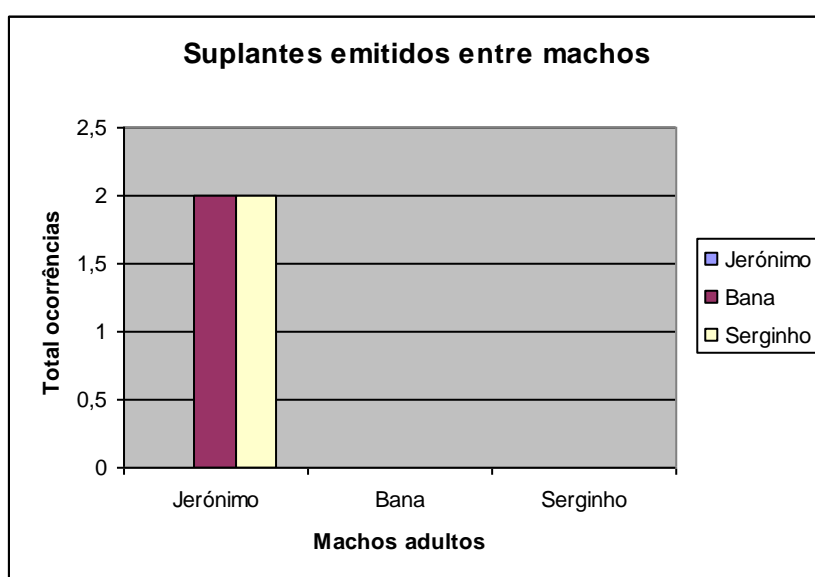
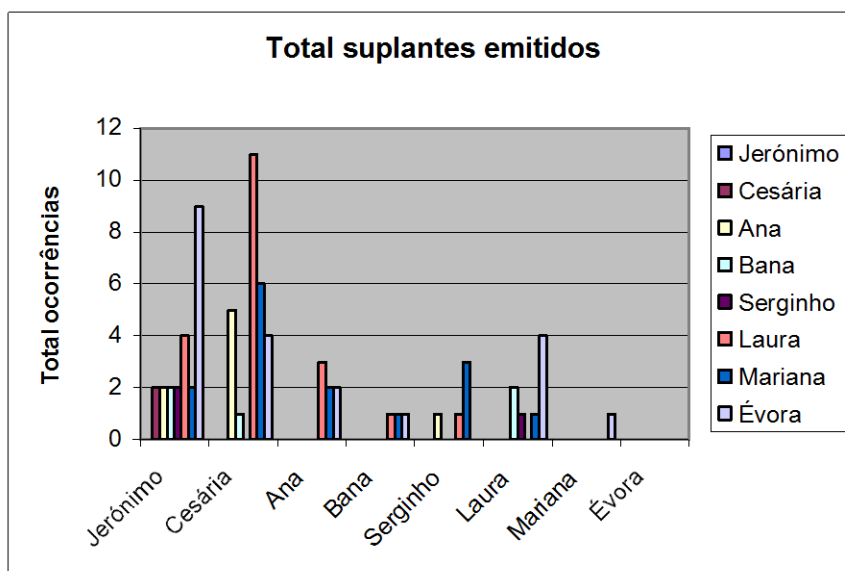


Gráfico nº14



Parte IV - Discussão

Os nossos resultados indicaram-nos muito claramente que os machos são mais catados pelas fêmeas do que o contrário. A catagem recebida pelos machos da parte das fêmeas foi 18 vezes superior (em termos de duração) do que estas receberam dos primeiros. Tal como acontece na generalidade dos grupos multi-macho/multi-fêmea, os machos vervet são dominantes sobre as fêmeas. Porém as fêmeas que ocupam lugares superiores na hierarquia da dominância podem ser dominantes sobre os machos que ocupam lugares inferiores na hierarquia da dominância masculina (Jurmain *et. al.* 2000). Daí que Cesária seja dominante sobre Bana e Serginho. Apesar de nas relações díades os machos serem geralmente dominantes sobre as fêmeas, duas fêmeas aliadas podem facilmente dominar um macho adulto (Cheney & Seyfarth 1992).

As fêmeas vervet por nós estudadas dedicaram mais tempo catando-se umas às outras do que os machos. As catagens fêmea-fêmea foram 10 vezes superiores (em termos de duração) às macho-macho. As fêmeas são o género filópatrico e mantêm laços muito fortes e coesos entre si (Cheney & Seyfarth 1992). Daí que a catagem entre fêmeas seja mais frequente. Sendo uma sociedade matrilinear, é natural que as catagens entre machos sejam menos frequentes (Stammach 1987).

A maior parte das catagens é trocada entre parentes e as fêmeas de posição hierárquica dominante recebem mais do que as outras (Cheney & Seyfarth 1992). Cesária e Ana (que ocupam posições dominantes na hierarquia social) receberam 66% das catagens emitidas pelas outras fêmeas do grupo. Isto porque as fêmeas de posição hierárquica inferior (Laura, Mariana e Évora) procuram reforçar os seus laços de cooperação com as fêmeas dominantes catando-as com mais frequência do que o contrário (Seyfarth 1977). Este facto gera competição entre os subordinados por acesso aos parceiros de posição dominante na hierarquia social porque a catagem ocorre com mais frequência entre díades (Cheney & Seyfarth 1992). Daí que Laura e Évora (indivíduos subordinados) foram as únicas a catar todas as outras fêmeas do grupo. Ana foi a única a receber catagem de todas as outras e Cesária quem mais catagem recebeu de entre todas as fêmeas do grupo, inclusivé da Ana (que é a 2ª fêmea na hierarquia da dominância). Tendo sido superada, em termos de duração, apenas pelo Jerónimo.

Realmente existe uma forte correlação entre a catagem e a dominância dado que os indivíduos hierarquicamente superiores recebem mais catagem da parte dos

indivíduos hierarquicamente inferiores. Cesária foi o indivíduo que mais catagens recebeu seguida pelo Jerónimo, que é o macho alfa do grupo. Os 4 primeiros indivíduos na hierarquia da dominância receberam quase o dobro da catagem recebida pelos restantes e por outro lado também apenas retribuíram cerca de metade da totalidade das catagens emitida pelos subordinados.

Cesária e Ana (fêmea alfa e beta respectivamente) cataram-se mutuamente mais do que aos outros indivíduos do grupo. Segundo Cheney e Seyfarth (1992), as fêmeas vervet dominantes emitem catagem entre si em níveis superiores do que às hierarquicamente superiores.

Entre os vervet os indivíduos hierarquicamente inferiores catam e formam alianças com mais frequência com os indivíduos hierarquicamente superiores do que o contrário (*op. cit.*). A escolha de parceiros é em larga medida determinada pela posição de cada um no mercado, mas concretamente pelos bens que podem oferecer (Barrett *et al.* 1999). Neste caso os dominantes jogam um papel determinante no mercado dado que são os detentores dos melhores recursos. Daí que os indivíduos hierarquicamente inferiores paguem mais em termos de catagem aos seus parceiros hierarquicamente superiores.

A autocatagem parece estar dependente da posição hierárquica dos vervet pertencentes ao nosso grupo de estudo. Apesar de todos os indivíduos a terem praticado, foram nos hierarquicamente inferiores que ela ocorreu mais vezes (Évora, Mariana e Laura).

A grande maioria dos indivíduos do grupo não pratica a reciprocidade relativa na catagem, ou seja não catam com mais frequência aqueles que, por sua vez, também lhes cataram no passado.

Porém os indivíduos hierarquicamente superiores apresentam um padrão de reciprocidade ligeiramente diferente dos restantes membros do grupo. Estes catam preferencialmente os indivíduos que também ocupam posições hierárquicas superiores. Das 6 catagens de Jerónimo 4 (69 segundos) foram para Cesária, que é a fêmea dominante do grupo. Cesária, não catou nenhum dos três últimos indivíduos que ocupam as últimas posições na hierarquia social. Neste caso, de acordo com Barret *et al.* (1999), a catagem emitida pelos indivíduos hierarquicamente inferiores é provavelmente

trocada por outros recursos, tais como a tolerância, acesso a recursos alimentares, cópulas, etc.

Apenas registamos dois casos de alocação simultânea e os intervenientes foram sempre Cesária e Ana. O que também não comprova que existe catagem recíproca entre os membros do nosso grupo de estudo. De acordo com Connor (1995) a reciprocidade imediata é a melhor forma de os indivíduos evitarem serem enganados pelos respectivos parceiros de catagem.

O facto da catagem social apresentar níveis muito superiores, no nosso grupo de estudo, em comparação com a autocatagem também vem reforçar a ideia de que a função social da catagem é mais importante do que a higiénica (Dunbar 1991). Os vervet dispendem mais tempo catando-se mutuamente do que apenas o necessário para manter as funções higiénicas.

Jerónimo e Cesária foram os indivíduos que mais suplantes, agressões e ameaças emitiram aos outros membros do grupo. Laura, Mariana e Évora foram os indivíduos que, pelo contrário, menos evidenciaram estes tipos de comportamentos (Évora, inclusive, não chegou a emitir nenhum comportamento agonístico aos outros membros do grupo).

Quando um indivíduo, suplanta outros membros do grupo em situações de competição por acesso aos recursos, conclui-se que este é dominante sobre os outros (Dunbar 1988, Fedigan 1992). Porém, as estratégias desenvolvidas através da inteligência social são tão importantes quanto a força física (Fedigan 1992).

Entre os vervet as relações de dominância são relativamente estáveis durante a maior parte do tempo (Cheney & Seyfarth 1992). Daí que Jerónimo, Cesária e Ana (indivíduos dominantes), foram os vencedores de grande parte das interações agonísticas em que se viram envolvidos. Por outro lado, os indivíduos que ocupam as últimas posições na hierarquia social da dominância (Laura, Mariana e Évora), foram sempre suplantados em todas as situações pelos restantes membros do grupo.

O jogo social (tal como a catagem e outros comportamentos afiliativos), é um comportamento que em muito contribui para a coesão social entre os membros de um grupo (Fagen 1981). O nosso grupo de estudo apresenta uma certa estabilidade na prática

do jogo social. Os indivíduos que ocupam posições hierárquicas superiores, normalmente são os parceiros preferenciais (Cheney & Seyfarth 1992). Daí que os indivíduos que ocupam os quatro primeiros lugares na hierarquia social da dominância foram os parceiros preferenciais da maioria dos outros indivíduos. Os indivíduos hierarquicamente inferiores emitiram menos comportamento de jogo e nunca foram parceiros preferenciais de jogo.

PARTE V - CONCLUSÃO

Conclusão

A catagem exerce uma função de vital importância na vida do grupo dos macacos vervet do Jardim Zoológico de Lisboa.

Tal como as previsões de Cheney & Seyfarth (1992), os dominantes são mais catados pelos subordinados do que o oposto. Os dominantes também têm acesso prioritário a outros importantes recursos, como por exemplo, alimentos, lugares de descanso, etc. Emitem mais comportamento de jogo e são os parceiros preferenciais da maioria dos outros membros do grupo.

Apesar de não termos a mínima noção do grau de parentesco entre os indivíduos do nosso grupo de estudo (o que lamentamos profundamente), as fêmeas apresentam um padrão de comportamento muito próximo do que acontece em *habitat* natural. As fêmeas emitem mais catagens aos machos do que o oposto. Catam entre si com mais frequência que os machos e formam alianças mais consistentes e duradouras (*op. cit.*).

A catagem social acaba assim por ter uma importante função social contribuindo para a criação de um ambiente de confiança mútuo entre os indivíduos, aliviando as tensões sociais dentro do grupo (de Waal 1989) e os “stress” consequência da vida em cativeiro.

Através da análise das ocorrências e durações das catagens podemos observar que os macacos vervet pertencentes ao nosso grupo de estudo não trocam catagem entre si numa base recíproca, nem ao nível do grupo nem ao nível de díades.

Analizando as interações agonísticas totais, verificamos que a emissão de comportamentos agonísticos não se encontra necessariamente ligada ao sexo. Tanto machos como fêmeas emitiram estes comportamentos. A diferença reside essencialmente no facto de um indivíduo (independentemente do género) ser dominante ou subordinado em relação aos outros membros do grupo.

A dominância também se manifesta nas interações afiliativas, dado que os dominantes foram, na maior parte dos casos, os parceiros preferenciais.

Por fim podemos concluir que os primatas em geral e os vervet em particular organizam-se em grupos bastante complexos e a interacção entre os indivíduos não acontece de uma forma aleatória.

Esperamos com este trabalho ter contribuído para uma melhor compreensão da importância da catagem social nos vervet.

BIBLIOGRAFIA

- Altmann, J. 1974. Observation Study of Behavior: Sampling Methods. *Behavior* 49: 227-267.
- Alexander, R. D. 1974. The Evolution of Social Behavior. *Anim. Rev. Ecol. Sys.* 5:325-383.
- Aureli, F. S. D.Preston, e F. B. M. de Waal. 1999. Heart rate responses to social interactions in free-moving rhesus macaques: A pilot study. *Journal of Comparative Psychology* 113: 59—65.
- Aureli, F. e F. B. M. de Waal (ed.) 2000. *Natural Conflict Resolution*. London: University of California Press.
- Axelrod, R., & W. D. Hamilton. 1981. The Evolution of Cooperation. *Science* 211: 1390-96.
- Baker, K. C. e B. B. Smuts. 1994. Social Relationships of Female Chimpanzees: Diversity Between Captive Social Groups. In *Chimpanzee Culture*. ed. R. R. W. Wrangham, W. C. McGrew, F. B. M. de Waal e P. G. Heltne. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. pp. 227-242.
- Barrett, L., S. P. Henzi, T. Weingrill, J. E. Lycett e R. A. Hill. 1999. Market Forces Predict Grooming Reciprocity in Female Baboons. *Proceedings of the Royal Society of London*, 266, pp. 665-670.
- Barrett, L e S. P. Henzi 2001. The Utility of Grooming in Baboon troops. In *Economics in Nature*, ed. R. Noë, J. A. R. A. M. van Hoof e P. Hammerstein, pp. 119-145. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bercovitch, F. B. 1988. Coalitions, Cooperation and Reproductive Tactics Among Adult Male Baboons. *Animal Behaviour*. 36, 1198-1209.

- Boas, F. 1928. *Anthropology and Modern Life*. W.W. Norton and Company.
- Boyd, R e J. B. Silk 2000. *How Humans Evolved*. W.W. Norton & Company.
- Brown, L. H e D. Amadon. 1968. *Eagles, hawks, and falcons of the world*. New York: McGraw-Hill Book Co.
- Casanova, C. 1992. *Seminário de Investigação. "Alterações nos Hábitos Alimentares e na Sexualidade dos Gorilas (Gorilla gorilla gorilla) do Jardim Zoológico de Lisboa*, Lisboa: Instituto Superior de Ciências Sociais e Políticas.
- Casanova, C. 1996. *Primatologia. Sobre o Comportamento e a Organização de um Grupo de Chimpanzés (Pan troglodytes) em Cativeiro*. Lisboa: Instituto Superior de Ciências Sociais e Políticas.
- Casanova, C. 2002. *Status and Friendship in Captive Female Chimpanzees (Pan Troglodytes)*. Tese de Doutoramento – Dept. of Biological Anthropology e Darwin College – University of Cambridge.
- Chapais, B. 1992. The Role of Alliances in the Social Inheritance of Rank Among Female Primates. In *Coalitions and Alliances in Humans and other Animals*. Ed Hardcourt, A. e F. B. M. de Waal. Oxford: Oxford University Press. pp 29-59.
- Cheney, D. L. 1977. The Acquisition of Rank and the Development of Reciprocal Alliances Among Free-Ranging Immature Baboons. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2:303-18
- Cheney, D. L. 1983. Extra-Familial Alliances Among Vervet Monkeys. In *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, ed. R. A. Hinde. Oxford: Blackwell.

- Cheney, D. L. 1992. Intragroup Cohesion and Intergroup Hostility: The Relation Between Grooming Distributions and Intergroup Competition Among Female Primates. *Behav. Ecol.* 3, 334-345.
- Cheney, D. L., R. Seyfarth, B. Smuts, R. Wrangham. 1987. The Study of Primate Societies. In *Primate Societies*, ed. B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham e T. Strushaker, pp. 1-10. Chicago: University of Chicago Press.
- Cheney, D. e R. Seyfarth 1992. *How Monkeys See The World*. Chicago: University of Chicago Press.
- Collinge, N. 1993. *Introduction to Primate Behaviour*. Iowa: Kendall/Hunt Publishing Company.
- Connor, R. C. 1995. Impala Allogrooming and the Parcelling Model of Reciprocity. *Anim. Behav.* 49, pp. 528-530.
- Dawkins, R. 1989. *O Gene Egoísta*. Lisboa: Gradiva Publicações.
- de Waal, F. B. M. 1986. The Integration of Dominance and Social Bonding in Primates. *Q. Rev. Biol.* 61, 459-479
- de Waal, F. B. M. 1987. Dynamics of Social Relationships. In *Primate Societies*,. Chicago: University of Chicago Press.
- de Waal, F. B. M. 1989. Dominance 'style' and Primate Social Organization. In *Comparative Socioecology: The Behavioural Ecology of Humans and Other Mammal*, ed. V. Standen e R. A. Foley, pp. 243-263. Oxford: Blackwell.

- de Waal, F. B. M. 1992. Agression as a Well-Integrated Part of Primate Social Relationships: A Critique of the Seville Statements on Violence. In *Agression and Peacefulness in Human and Other Primates*, ed. J. Silverberg e J. Patrick Gray, pp. 37-56. Oxford: Oxford University Press.
- de Waal, F. B. M. 1996a. *Good Natured. The Origin of Right and Wrong in Humans and Other Animals*. Cambridge: Cambridge University Press.
- de Waal, F. B. M. 1996b. Conflict as Negotiation. In *Great Ape Societies*, ed. W. McGrew, L. Marchant e T. Nishida, pp. 159-172. Cambridge: Cambridge University Press.
- de Waal, F. B. M. 1997. The Chimpanzee's Service Economy: Food for Grooming. *Evolution and Human Behavior*. 18, 375-479.
- Dunbar, R. I. M. 1988. *Primate Social Systems*. Londres, Sydney: Croom Helm.
- Dunbar, R. I. M. 1991. Funcional Significance of Social Grooming in Primates. *Folia Primatologica*. 57:121-131.
- Dugatkin, L. 1997. *Cooperation Among Animals*. Nova Iorque. Oxford University Press.
- Fagen, R. 1981. *Animal Play Behavior*. Oxford University Press. Oxford.
- Fedigan, L. 1992. *Primates Paradigms. Sex Roles and Social Bonds*. Chicago, Londres: University of Chicago Press.
- Fleagle, J. G. 1999. 2ª ed. *Primate Adaptation and Evolution*. Nova Iorque: Academic Press.
- Garcia, S. 2001. *Macacos Uivadores. Análise do Seu Comportamento e Organização Social*. Lisboa: Instituto Superior de Ciências Sociais e Políticas.

- Goodenough, J., B. McGuire e R. Wallace. 1993. *Perspectives on Animal Behaviour*. Nova Iorque: John Willey and Sons, Inc.
- Groves, C. 2001. *Primate Taxonomy*. Washington e Londres: Smithsonian Institution Press.
- Hamilton, W. D. 1964. *The Genetical Evolution of Social Behavior*. *J. Theor. Biol.* 7:1-51.
- Harding, R. S. O. 1980. Agonism, Ranking, and the Social Behavior of Adult Male Baboons. *American Journal of Physical Anthropology* 53: 203-216.
- Harris, M. 1993. *Introducción a la Antropología General*. 11 ed. Madrid: Alianza Universidad Textos.
- Hemelrijk, C. K. 1990. Models of, and Tests for, Reciprocity, Unidirectionality and other Social Interaction Patterns at a Group Level. *Animal Behaviour*. 39, 1013-1029.
- Hemelrijk, C. K. & Luteijn, M. 1998. Philopatry, Male Pr. and Grooming Reciprocation Among Female Primates: Comparative Perspective. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42, 207-2...??
- Henzi, S. P., J. E. Lycett e T. Weingrill. 1997. Cohort size and the Allocation of Social Effort by Female Mountain baboons. *Anim. Behav.* 54, 1235-1243.
- Henzi, S. P., A. Weingrill e L. Barret. 1999. Male Behavior and the Evolutionary Ecology of Chacma Baboons. *S. afr.* (in press).
- Hinde, R. A. 1974, *Biological Bases of Human Social Behaviour*. New York: McGraw-Hill Book Co.

- Horrocks, J., e W. Hunte. 1983. Maternal Rank and Offspring Rank in Vervet Monkeys: An Appraisal of Mechanism of Rank Acquisition. *Anim. Behav.* 31:772-82
- Jurmain, R., H. Nelson, L. Kilgore e W. Trevathan 2000. *Introduction to Physical Anthropology*. 8 ed. Wadsworth.
- Krebs, J.R. e N. B. Davies. 1993. *An Introduction to Behavioral Ecology*. 3rd. ed. Oxford/Boston: Blackwell.
- Lee, P. C. 1983. Caretaking of Infantes and Mother-Infantes Relationships. In *Primates Social Relationships: An Integrated Approach*, ed. R. A. Hinde. Oxford: Blackwell.
- Lee, P. C. 1994. Parental Struture and Evolution. In *Behaviour and Evolution*. Ed Slater. P. J. B. e T. R. Halliday. Cambridge: Cambridge University Press. pp 226-303.
- Manning, A. e M. S. Dawkins 1998. *An Introduction to Animal Behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Martin, P. e P. Bateson 1993. *Measuring Behavior – An Introductory Guide*. 2ª edição, Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Maynard Smith, J. 1993. *Did Darwin Get It Right? Essays on Games, Sex and Evolution*. London: Penguin Books.

- Melnick, D. J. e M. C. Pearl 1987. Cercopithecines in Multimales Groups: Genetic Diversity and Population Structure. In *Primate Societies*, ed. B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham e T. Strushaker, pp. 121-134. Chicago: University of Chicago press.
- New-Fisher, N. E. N. 1997. Tactical Behaviour and Decision Making in Wild Chimpanzees. Tese de Doutoramento, Universidade de Cambridge.
- Noë, R. e P. Hammerstein. 1995. Biological Markets: *Trends in Ecology and Evolution*. 10: 336-339.
- Noë, R. 2001. Biological Markets: Partner Choice as the Driving Force Behind the Evolution of Mutualisms. In *Economics in Nature*, ed. R. Noë, J. A. R. M. van Hooff e P. Hammerstein, pp. 93-118. Cambridge: Cambridge University Press.
- Nunn, C. L. e R. J. Lewis. 2001. Cooperation and Collective Action in Animal Behaviour. In *Economics in Nature*. pp. 42-66. Cambridge: Cambridge University Press.
- Packer, C. 1977. Reciprocal Altruism in Olive Baboons. *Nature* 265: 441-3.
1979. Inter-troop transfer and inbreeding avoidance in *Papio anubis*. *Anim. Behav.* 27: 1-36
- Richard, A. 1987. Malagasy Prosimians: Female Dominance. In *Primate Societies*, ed. B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham e T. Strushaker, pp. 25-33. Chicago: University of Chicago Press.
- Roberts, G. & Sherratt, T. N. 1998. Development of Co-operation relationships Through Increasing Investment. *Nature*. 394, 175-???
- Rowe, N. 1996. *The Pictorial Guide to Living Primates*. New York: Pogonias Press.

- Rowell, T. E. 1966. Hierarchy in the Organization of a Captive Baboon Group.
Animal Behaviour 14: 430-443.
- Rowell, T. E. 1972. Female Reproduction Cycles and Social Behavior in Primates.
Advances in the Study of Behavior, pp. 69-106. Academic Press.
- Sanchez-Villagra, M R., T. R. Pope e V. Salas. 1998. Relation of Intergroup Variation in Allogrooming to Group Social Structure and Ectoparasite Loads in Red Howlers (*Alouatta seniculus*). *International Journal of Primatology* 19 (3): 473-491.
- Schjelderup-Ebbe, t. 1922. Beitrage Zur Socialpsychologia das Hauuhuns. *Z. Pyschol.* 88: 225-252.
- Seyfarth, R. M. 1977. A Model of Social Grooming Among Adult Female Monkeys. *J. Theor. Biol.* 65:671-698
- Silk, J. B. 1980. Kidnapping and Female Competition Among Captive Bonnet Macaques. *Primates* 21:100-110.
- Smuts, B., D. 1985. *Sex & Friendship in Baboons*. Nova Iorque. Aldine Publishing Company.
- Smuts, B., D. Cheney, R. Seyfarth, R Wrangham e T. Strushaker 1987. The Study of Primates Societies. In *Primates Societies*. University of Chicago Press.
- Southwick, C. H. , ed. 1963. *Primate Social Behavior*. Princeton: Van Nostrand.
- Stammbach, E. 1987. Desert, Forest and Montane Baboons: Multilevel-Societies. In *Primate Societies*, ed. B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham e T. Strushaker, pp. 112-120. Chicago: University of Chicago Press.

- Struhsaker, T. T. 1967. Auditory Communication among Vervet Monkeys (*Cercopithecus aethiops*). In *Social Communication among Primates*, ed. S. A. Altmann. Chicago: University of Chicago Press.
- Trivers, R. L. 1971. *The Evolution of Reciprocal Altruism*. *Rev. Biol.* 46:35-57.
1985. *Social Evolution*. Menlo Park, Calif.: Benjamin/Cummings.
- Van Schaik, C. P. 1989. The Ecology of Social Relations Amongst Female Primates. In *Comparative Socioecology: The Behavioural Ecology Of Humans and Other Animals*. Ed. V. Standen e.R.A. Foley, pp. 241-269. Oxford: Blackwell Scientific.
- Von Neumann, J e Morgenstern, O. 1953. *Theory of Games and Economic Behaviour*. Princeton University Press.
- Weingrill, A. 1998. Reproductive Tactics of Male Mountain Chacma Baboons. PhD Thesis, University of Zurich.
- Weiss, M. L. 1987. Nucleic Acid Evidence Bearing on Hominoid Relationships. *Yrbk. Phys. Anthropol.* 30: 40-74.
- Whitehead, P. e C. Jolly 2000. *Old World Monkeys* . Cambridge: Cambridge University Press.
- Wilson, W. A. 1975. *Discriminative Conditioning of Vocalizations in Lemur Catta*. *Anim. Behav.* 23:432-6.
- Wrangham, R. 1979. On the Evolution of Ape Social Systems. *Social Science Informations* 18: 335-368.
- Wrangham, R. 1980. An Ecological Model of Female-Bonded Primate Groups. *Bahaviour* 75: 335-368.

Wrangham, R. 1982. Mutualism, kinship, and Social Evolution. In *Current Problems in Sociobiology*, ed. King's College Sociobiology Group. Cambridge: Cambridge University Press.

ANEXOS

ANEXO 1
Ficha de registro

Ficha de registo

Data:

Turno:

Focal:

Folha nº

[illegible]

ANEXO 2

Etograma

Etograma

O repertório comportamental descrito neste apêndice apenas a inclui categorias comportamentais relevantes para as hipóteses e previsões colocadas

I. Comportamentos afiliativos

1. **Catagem** – Remoção de sujidade ou parasitas que se encontram na pelagem de um outro indivíduo utilizando o polegar e o indicador de uma mão ou as duas mãos. Os indivíduos podem ainda fazer uso dos lábios e dos dentes conjuntamente com as mãos.
2. **Alocatagem** – Quando (na catagem) dois indivíduos se catam simultaneamente
3. **Autocatagem** – O indivíduo cata-se a si próprio por forma a remover pequenas partículas de pele ou sujidade que se encontram na pelagem. Para tal utiliza os dedos, a boca ou os dentes.
4. **Tentativa de catagem**- quando um indivíduo se aproxima de um outro com o objectivo de o catar, mas este rejeita ser catado afastando-se ou fazendo o outro afastar-se através de ameaças ou evitamentos.
5. **Convite à catagem** – Quando um indivíduo aproxima-se de outro com o intuito de ser catado. O indivíduo pode deitar-se ou sentar-se junto ao receptor do convite, exibindo ostensivamente determinadas partes do seu corpo e aguardando ser catado.
6. **Abraçar** – Quando dois indivíduos colocam os braços em cima um do outro, em redor do corpo.
7. **Sentar junto** – Situação em que um indivíduo se aproxima (à distância de um braço) e permanece sentado junto a outro indivíduo sem que exista contacto físico entre ambos.

8. **Jogo social** – Jogo entre dois ou mais indivíduos que pode assumir a forma de perseguições amistosas e luta não. Jogo social caracteriza-se pela presença de certas expressões faciais e vocalizações específicas.
9. **Alimentação** – quando o indivíduo ingere alimentos.
10. **Pedir alimento** – O indivíduo aproxima-se de outro que detem alimentos. O pedido traduz-se no olhar fixa e alternadamente para o alimento e para o indivíduo detentor do mesmo e/ou simultaneamente estendendo-lhe a mão.
11. **Partilha de alimentos** – O emissor partilha o seu alimento com outro(s) indivíduo(s).

II. Comportamentos agonísticos

12. **Perseguição** - Quando um indivíduo corre atrás de outro (em contexto agonístico) tentando alcança-lo e este tenta fugir.
13. **Ameaça** – Quando um indivíduo exhibe comportamentos intimidatórios para um outro: nomeadamente através de pequenos impulsos com o corpo para a frente, levantar as sobancelhas, mostrar os dentes, etc.
14. **Luta** – Situação em que dois ou mais indivíduos entram em confronto físico directo agarrando-se, mordendo-se, agredindo-se, etc.
15. **Coligação** – Quando dois ou mais indivíduos se juntam temporariamente para se defenderem de uma agressão de um terceiro ou para agredirem a um terceiro.
16. **Suplante espacial** – Um indivíduo ocupa um lugar ocupado anteriormente por outro indivíduo, obrigando-o a retirar-se para um outro lugar.

17. **Suplante social** – Dois indivíduos interagem socialmente (exemplo: catando-se) e um terceiro força um dos dois a abandonar a interacção social substituindo-o como parceiro social.
18. **Suplante de objectos** – Quando um indivíduo se aproxima de outro e “rouba” o objecto que se encontrava na posse deste que por sua vez evita o confronto com o primeiro. Os alimentos podem ser tirados directamente da boca, das mãos ou de local onde se encontre o suplantado.
19. **Suplante alimentar** -. Quando um indivíduo “rouba” alimentos que se encontravam na posse de outro indivíduo.

III. Comportamentos sexuais

20. **Cópula completa** – Acto sexual em que o macho introduz o pénis na vagina da fêmea e que é acompanhado por movimentos pélvicos, e que implica ejaculação.
21. **Cópula incompleta** – cópula em que não se observa ejaculação.
22. **Tentativa de cópula** – Quando um macho tenta copular mas a fêmea afasta-se e/ou este desiste.
23. **Manipulação genital** – Contacto com o sexo sem ejaculação e sem masturbação.
24. **Apresentação genital** – Quando um indivíduo se aproxima de outro e se coloca em posição de cópula, oferecendo-se a que o outro indivíduo o monte ou cate.

IV. Outros comportamentos

- 25. **Descansar** – Quando o indivíduo se encontra inactivo por mais de 60 segundos.
- 26. **Deslocar** – Movimento de deslocação, no espaço codificado, de um lugar para o outro no cativeiro. A deslocação pode ser bípede, quadrúpede ou através de braquiação.
- 27. **Dormir** – Sempre que o indivíduo se encontra deitado/sentado com olhos fechados durante mais de 50 segundos.
- 28. **Coçar** – quando indivíduo esfrega a pelagem com as unhas/dedos através de movimentos efectuados com os membros.

ANEXO 3

Fichas dos espécimes

(Zoo de Lisboa)

ANEXO 4

Planta do cativeiro codificado